

SÉRIE A, N° 697

N° D'ORDRE

1456

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Aug. JOXE

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES, PROFESSEUR AU LYCÉE LAKANAL

1^{re} THÈSE. — SUR L'OUVERTURE DES FRUITS INDEHISCENTS, A LA GÉRMINATION.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 10 juin 1912, devant la Commission d'examen

MM. Gaston BONNIER..... *Président.*

HAUG..... }
HOUSSAY..... } *Examineurs.*

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, 420

1912

SÉRIE A, N° 697

N° D'ORDRE

1456

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Aug. JOXE

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES, PROFESSEUR AU LYCÉE LAKANAL

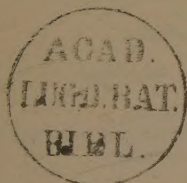
1^{re} THÈSE. — SUR L'OUVERTURE DES FRUITS INDEHISCENTS, A LA GERMINATION.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 10 juin 1912, devant la Commission d'examen

MM. Gaston BONNIER *Président.*

HAUG }
HOUSSAY } *Examineurs.*



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, boulevard Saint-Germain, 420

1912

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	P. APPELL, <i>Professeur.</i>	Mécanique rationnelle.
Doyen honoraire.....	G. DARBOUX —	Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires..	{ Ch. WOLF. J. RIBAN.	
	LIPPMANN.....	Physique.
	BOUTY.....	Physique.
	BOUSSINESQ.....	Physique mathématique et Calcul des probabilités.
	PICARD.....	Analyse. supérieure et Al- gèbre supérieure.
	II. POINCARÉ.....	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Yves DELAGE.....	Zoologie, Anatomie, Phy- siologie comparée.
	Gaston BONNIER.....	Botanique
	DASTRE.....	Physiologie.
	KOENIGS.....	Mécanique physique et ex- périmentale.
	VÉLAIN.....	Géographie physique.
	GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	CHATIN.....	Histologie.
	HALLER.....	Chimie organique.
	JOANNIS.....	Chimie (Enseign ^t P. C. N.).
	JANET.....	Physique
Professeurs.....	WALLERANT.....	Minéralogie.
	ANDOYER.....	Astronomie physique.
	PAINLEVÉ.....	Mathématiques générales.
	HAUG.....	Géologie.
	HOUSSAY.....	Zoologie.
	H. LE CHATELIER.....	Chimie.
	Gabriel BERTRAND.....	Chimie biologique.
	Mme P. CURIE.....	Physique générale.
	CAULLERY.....	Zoologie, évolution des êtres organisés.
	C. CHABRIÉ.....	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.....	Chimie.
	Emile BOREL.....	Théorie des fonctions.
	MARCHIS.....	Aviation.
	Jean PERRIN.....	Chimie physique.
	G. PRUVOT.....	Zoologie, anatomie, physio- logie comparée.
	MATRUCHOT.....	Botanique.
	ABRAHAM.....	Physique.
	N.....	Application de l'Analyse à la Géométrie.
	N.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
	PUISEUX.....	Mécanique et Astronomie.
	LEDOC.....	Physique.
	MICHEL.....	Minéralogie.
Professeurs adjoints.....	HEROUARD.....	Zoologie.
	Léon BERTRAND.....	Géologie.
	Rémy PERRIER.....	Zoologie (Enseign ^t P. C. N.).
	MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
	COTTON.....	Physique.
Secrétaire.....	D. TOMBECK.	

A

M. GASTON BONNIER

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR A LA SORBONNE

Respectueux hommage.

SUR L'OUVERTURE DES FRUITS INDÉHISCENTS, A LA GERMINATION

Par A. JOXE

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont été consacrés à la description, à l'étude anatomique et à la classification des fruits. Celle-ci s'appuie d'une façon toute spéciale sur la présence, les modalités ou le défaut d'un caractère : la *déhiscence*. Certains fruits s'ouvrent à leur maturité et laissent échapper leurs graines : ce sont les *fruits déhiscents*. Les autres ne s'ouvrent pas quand ils sont mûrs : ce sont les *fruits indéhiscents*.

Un fruit indéhiscant peut être le résultat de la transformation d'un pistil total, pluricarpellaire, à carpelles soudés (Noyer, Groseillier) ; ou de chaque carpelle indépendant d'un pistil pluricarpellaire dialycarpellaire (Renoncule) ; ou bien il peut provenir de la fragmentation d'un fruit total en articles (*Raphanus*, Labiées). Certains fruits indéhiscents, les *baies*, sont entièrement charnus : leurs graines sont libérées par la désagrégation, de quelque manière que ce soit, de la pulpe péricarpique ; d'autres, comme les fruits des *Galium*, des *Chenopodium*, ont un péricarpe très mince que la dessiccation détruit à maturité ou que la graine déchire en achevant sa croissance ; je n'étudie pas ces deux sortes de fruits. D'autres enfin, bien plus nombreux, ont dans leur péricarpe une couche scléreuse plus ou moins développée : ce sont les *akènes* et les *drupes*. Pour ceux-ci, la dissémination des graines se fait par la chute même des fruits mûrs ; la partie parenchymateuse du péricarpe peut se désagréger, mais la couche scléreuse persiste,

les graines y restent incluses, et les embryons ne se libèrent des péricarpes qu'à la germination. Ces fruits indéhiscents, akènes ou drupes réduites à leurs noyaux, généralement monospermes, sont ceux qui doivent être étudiés ici.

Objet et méthode du présent Mémoire. — Plusieurs Mémoires, au premier rang desquels il faut citer ceux de Gregor Kraus (1) et de Leclerc du Sablon (2), ont été consacrés à la déhiscence vraie des fruits mûrs, à ses divers modes, à son déterminisme anatomique, à ses causes physiques ou physiologiques.

Par contre, cette sorte de déhiscence tardive qu'est la rupture du péricarpe scléreux, au moment de la germination, chez les fruits indéhiscents, a été presque complètement négligée. On s'accorde généralement à dire que sous les efforts du gonflement de la graine germant, le péricarpe se brise ou se déchire irrégulièrement. De rares auteurs, pour quelques cas isolés, signalent incidemment que l'ouverture se fait avec quelque régularité.

J'ai donc entrepris un travail d'ensemble sur ce point négligé de la biologie des plantes à fleurs. Le nombre des sujets d'étude étant considérable, je suis resté dans les limites de la Flore française, sauf pour quelques observations portant sur des fruits de plantes étrangères communément cultivées.

Le sujet se prêtait peu à la conception d'un plan à grandes divisions s'enchaînant logiquement. J'ai cru devoir adopter un mode d'étude des fruits par familles naturelles. Cette méthode, outre qu'elle est simple et rationnelle, permet d'établir des comparaisons entre les sous-groupes d'une même famille, ainsi qu'entre les conclusions partielles résumant l'étude de chacune des familles.

Pour chaque famille, parfois pour chaque tribu dans une même famille ou pour chacune des séries que mes observations me conduisaient à y découper, j'ai porté mon attention sur quatre questions principales :

(1) GREGOR KRAUS, *Über den Bau trockner Pericarpium* (*Jahrbücher für wiss. Botanik*, V, 1867).

(2) LECLERC DU SABLON, *Recherches sur la déhiscence des fruits à péricarpe sec* (*Ann. des Sc. nat., Botanique*, 6^e série, XVII, 1884).

1^o Quel est le *mode d'ouverture* ? J'ai dû observer, pour une même espèce végétale, de nombreuses germinations d'akènes ou de noyaux. Sur ce point, des descriptions assez rares ont été publiées, çà et là, par quelques auteurs : on en trouvera l'indication en lieu opportun.

2^o Quel est le *mécanisme de l'ouverture* ? La cause efficiente est-elle mécanique, physique ou chimique ?

3^o Quel est le *déterminisme anatomique* des lignes d'ouverture ? Autrement dit : y a-t-il des modifications de structure permettant la rupture suivant des lignes déterminées ? — Ici encore, quelques observations isolées ont été publiées.

4^o Enfin, j'ai été amené, à la suite de quelques observations très nettes, particulièrement sur les fruits des Crucifères et des Rosacées, à me demander s'il n'y avait pas, pour tous les cas, un *déterminisme morphologique* de la position des lignes d'ouverture ; en d'autres termes, si des dispositions morphologiques des carpelles n'influaient pas sur leur structure et par conséquent sur le mode de rupture du péricarpe. J'ai été ainsi conduit à sortir du cadre où je voulais d'abord me tenir, pour reprendre parfois l'étude des fruits déhiscents, et pour étendre à ces fruits les conclusions auxquelles j'étais arrivé pour les fruits indéhiscents.

Des conclusions générales résumeront, à la fin du présent Mémoire, mes réponses à ces quatre ordres de questions.

JUGLANDACÉES

Juglans regia.

Description du fruit. — Le fruit du Noyer est une drupe, provenant d'un ovaire à deux carpelles ouverts concrescents entre eux ainsi qu'avec les quatre sépales et les bractées du périgone. La chair (brou) se fend irrégulièrement et se détache à maturité, découvrant le noyau bien connu sous le nom de *noix*. La noix présente une surface extérieure mamelonnée, sillonnée par des empreintes de faisceaux libéro-ligneux. Le long de deux méridiens opposés, correspondant aux nervures médianes des carpelles, se voient deux bourrelets creusés chacun d'une gouttière, logement d'une nervure médiane. Au sommet, le noyau s'atténue en une pointe courte aplatie, présentant sur chaque face une échancrure marquant la ligne d'adhérence des bords carpellaires, effacée partout ailleurs.

La surface interne du noyau est recouverte par un tissu mou, subéreux, formant des saillies irrégulières, cloisons partielles qui s'enfoncent dans les anfractuosités de la surface de la graine. Celle-ci contient un embryon à radicule supère.

Germination, ouverture du noyau. — A la germination, qui est hypogée, le noyau s'ouvre par deux fentes suivant les gouttières médio-dorsales. Ces fentes commencent au sommet du fruit, par lequel sort la radicule, qui dans sa croissance a fait l'effet d'un coin. Puis elles se continuent dans toute l'étendue du noyau, qui se divise ainsi en deux valves sous la poussée des cotylédons gonflés. Ce mode d'ouverture mérite donc bien le nom de *déhiscence passive* appliqué par Leclerc du Sablon à l'ouverture, avant maturité, du fruit du Fusain, par accroissement rapide des graines. Cette déhiscence passive, précoce dans le Fusain, est ici tardive; elle est *loculicide*.

Modifications structurales aux lignes de déhiscence. — Tandis que partout ailleurs la paroi du noyau se compose de tissu scléreux typique, il y a, dans chaque région d'ouverture, une lame de cellules étroites, à 4-6 assises, traversant radialement toute l'épaisseur du noyau; ses éléments, un peu allongés

dans le sens du méridien, ont des membranes restées cellulodiques. La pression interne croissante de la graine en germination a facilement raison de la faible résistance de ces lames imprégnées d'eau. On sait d'ailleurs qu'il est aisé de séparer les deux valves d'une coque de noix au moyen d'une lame de couteau enfoncée à sa base, et à laquelle on imprime une légère torsion.

Développement et signification morphologique des lignes d'ou-

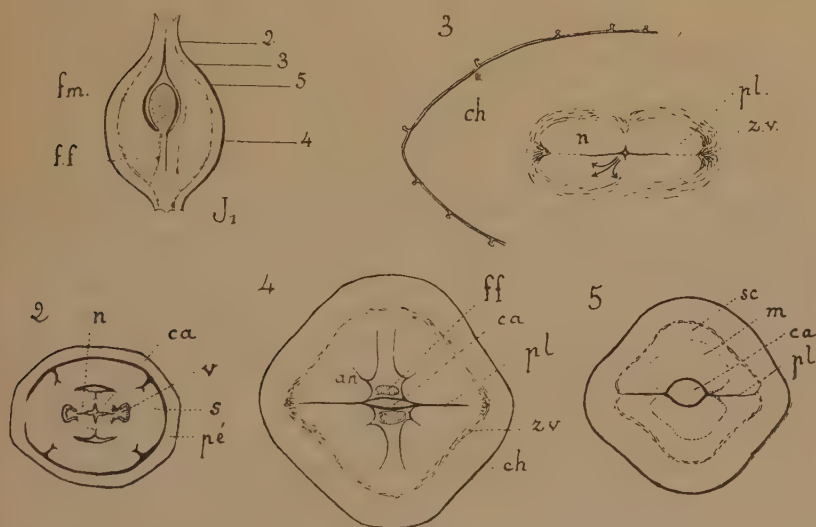


Fig. 1. — *Juglans regia*. — J_1 , coupe longitudinale d'un fruit très jeune avec indication des coupes transversales successives ; 2, coupe transversale du sommet du fruit ; 3, coupe pratiquée un peu plus bas, plus fortement grossie ; 4, coupe passant un peu au-dessous du milieu du fruit ; 5, coupe passant vers le haut de la cavité du fruit. *ch*, chair du fruit ; *n*, futur noyau ; *ca*, cavité du fruit ; *pl*, pli carpellaire ; *zv*, zone vasculaire ; *v*, arc vasculaire ; *s*, sépales ; *pé*, périgone ; *ff*, faisceau funiculaire ; *fm*, faisceau médian ; *sc*, partie scléreuse ; *m*, partie molle de la zone karyogène ; *an*, anfractuosités de la partie molle.

verture. — a) *Structure d'un fruit jeune*. — 1) Une coupe longitudinale (fig. 1, J_1), faite dans un fruit très jeune de 2 centimètres de long environ, suivant le plan d'accolement des deux carpelles, montre une graine ovoïde, très petite (5 millimètres de long), entourée d'une cavité un peu plus grande qu'elle creusée seulement, en apparence, dans la moitié supérieure du fruit. En réalité, la cavité du fruit se prolonge, vers le haut et vers le bas, en une fente verticale étroite, perpendiculaire au plan de la coupe.

2) Une coupe transversale (fig. 1, 2) faite vers la base du style montre chacun des deux carpelles replié en dedans, le long de sa ligne médiane, en un Y très peu ouvert. Les deux carpelles sont soudés aux sépales par leurs faces dorsales, et indépendants d'eux par leurs bords, concrescents entre eux. Les sépales eux-mêmes sont concrescents entre eux, et soudés au péricône. Le système libéro-ligneux du carpelle forme une bande presque continue, en U.

A ce niveau, la cavité du fruit a, sur la coupe, la forme d'une étoile à quatre branches, revêtue d'un épiderme interne nettement visible. Les deux branches de l'étoile correspondant aux plis carpellaires se prolongent extérieurement, vers la concavité de l'arc fasciculaire, par une bande de cellules radialement orientée, qui représente les épidermes internes accolés de deux demi-carpelles venus au contact, flanqués des assises hypodermiques les plus voisines. Entre le fond du repli épidermique et le bord ligneux fasciculaire, les quelques assises de cellules du parenchyme, comprimées latéralement par la plicature, se sont orientées en un éventail serré.

3) Une coupe pratiquée un peu plus bas (fig. 1, 3), montre une soudure complète des carpelles avec les sépales et les bractées ; le massif cellulaire qui deviendra le noyau est nettement délimité. Sa section a un contour elliptique un peu étranglé au milieu (échancrures du sommet du noyau signalées plus haut). Il est entouré d'une zone vasculaire, puis de la chair, à la formation de laquelle participent presque exclusivement les sépales et le péricône.

La cavité du noyau se réduit à une étroite fente suivant le grand axe de l'ellipse, et allant d'une ligne médiane carpellaire à l'autre, dilatée seulement à son milieu en un petit espace quadrangulaire. La bande de cellules radialement orientée se suit très facilement, à chacun des bouts de cette fente et l'on peut voir que si le tissu du futur noyau est épais de part et d'autre de cette bande, il est au contraire très mince à ses deux extrémités.

4) A la base du fruit, les deux carpelles, repliés, soudés intimement par leurs bords, ne laissent entre eux qu'une cavité fictive, reconnaissable sur la coupe transversale à une bande

de petites cellules allant d'une nervure médiane à l'autre (fig. 1, 4). Un peu plus haut, les faisceaux funiculaires, *ff*, à orientation inverse, se détachent des faisceaux marginaux et se rapprochent de l'axe du fruit, jusqu'à s'y toucher, tout en restant unis aux placentas par une fausse cloison parenchymateuse contre laquelle, de chaque côté, se moule en se plissant le tissu interne des parois carpellaires : de là des anfractuosités, *an*, dans lesquelles s'introduiront plus tard les lobes des cotylédons de la graine croissante. Ces deux fausses cloisons s'effacent au-dessus du milieu du fruit, après détachement d'un funicule, qui passe dans la graine unique, et épuisement de l'autre.

5) Une dernière coupe (fig. 1, 5) faite à travers la cavité séminale montre un massif karyogène presque circulaire, avec deux saillies aux lignes médianes dorsales. La cavité du fruit est étroite, elliptique, atténuée en angles aigus aux extrémités, où elle est prolongée, par l'étroite bande radiale déjà mentionnée, à travers le tissu du futur noyau.

En résumé, dans un fruit très jeune, la cavité, apparemment ellipsoïde, se prolonge vers l'extérieur, tout le long d'un méridien, par une fente virtuelle, résultant d'une plicature de chaque carpelle, en dedans, le long de sa nervure médiane. Sur les deux faces de cette cavité ainsi rétrécie sur son pourtour, le tissu du futur noyau est très épais ; il est très mince sur le pourtour lui-même.

b) *Maturation du fruit.* — A mesure que la graine se développe, les deux angles de la cavité s'ouvrent, se prolongent à travers la lame radiale qui se fend en son milieu ; ainsi peu à peu la cavité du fruit s'accroît et se circularise. A mesure que s'accroissent les lobes cotylédonaires, ils s'enfoncent dans les anfractuosités de la zone interne, d'où des fausses cloisons incomplètes. Cette zone interne restera molle et se desséchera à maturité (5, *m.*) La zone externe seule se sclérifiera (5, *sc*).

La sclérification, qui se fait en direction générale de haut en bas, commence, à un niveau déterminé, par la face interne du bord de chaque carpelle. Elle s'irradie ensuite en éventail vers la surface externe (fig. 1, 3). Le tissu karyogène se transforme ainsi peu à peu en éléments pierreux isodiamétriques,

parfois occupés par des oursins d'oxalate. La mince bande radiale, qui en quelque sorte prolonge la zone interne molle, étire en fibres longitudinales ses cellules étroites ; ces fibres ne se sclérifient pas, ou se sclérifient extrêmement peu : dans des coupes faites à travers des noix mûres, elles sont colorées en rose après traitement par le vert d'iode-carmin.

Rarement, la noix s'ouvre à la germination par 3 valves. Il y a dans ce cas exceptionnellement trois carpelles. Les explications précédentes s'étendent d'ailleurs complètement à ce cas particulier.

Autres Juglandacées.

J'ai fait des observations identiques sur le *Juglans nigra*. Les seules différences portent sur une grande minceur de la lame de déhiscence, et sur sa légère sclérification à maturité. Chez les *Pterocarya*, le processus général est le même, et les éléments de la lame radiale sont aussi lignifiés à maturité.

Conclusions sur les Juglandacées. — En résumé, à la germination, le noyau des Juglandacées présente une ligne d'ouverture le long de chacune des nervures médianes carpellaires : il montre une *déhiscence passive loculicide*.

Ce mode d'ouverture est déterminé par la présence d'une lame de faible résistance traversant toute l'épaisseur du noyau. Cette lame représente simplement, pour sa partie interne, la plus grande, la double lame épidermique du fond d'un pli carpellaire médian, doublée d'une ou deux assises hypodermiques ; sa partie externe, moins importante, provient de l'orientation en éventail des cellules du parenchyme placées contre le bord de ce pli, et gênées dans leur développement. En un mot, le *noyau s'ouvre le long de deux plis carpellaires médians*.

CORYLACÉES

Corylus Avellana.

Description du fruit. — Le fruit (Noisette) provient d'un ovaire infère à deux carpelles fermés, soudés. C'est un akène

ovoïde, plus ou moins allongé. Le sommet est occupé par une légère dépression ovale, bordée d'un bourrelet représentant le bord libre du calice, et relevée en son centre d'un bombement, sommet véritable du fruit. L'akène s'aplatit en coin dans sa partie supérieure, qui montre ainsi deux saillies anguleuses latérales correspondant aux nervures médianes des carpelles et s'effaçant plus ou moins loin du sommet. La base, soudée avant la maturité avec la cupule, montre une large cicatrice d'attache entourée d'un bourrelet saillant sur le pourtour interne duquel pénètrent les faisceaux libéro-ligneux de la paroi du fruit.

L'akène mûr est uniloculaire ; il contient ordinairement une seule graine exalbuminée, dont la radicule place sa pointe exactement sous le sommet du péricarpe.

Germination. — A la germination, qui a lieu à l'automne ou au printemps suivant la maturité, et est hypogée, le péricarpe s'ouvre par une fente très nette qui, commencée au sommet suivant le grand diamètre de la dépression ovale, se continue le long des angles latéraux et le fait éclater en deux valves égales ; celles-ci s'écartent l'une de l'autre et laissent l'embryon entièrement libre.

Il s'agit donc encore ici, comme dans le Noyer, d'une *déhiscence passive loculicide* : la cause en est identique.

Dispositions anatomiques qui favorisent la rupture du péricarpe. — La cavité du fruit, dont la section transversale est vers le milieu un ovale très arrondi, s'atténue peu à peu vers le sommet de telle façon que ses deux faces se rapprochent progressivement par leurs bords, ne laissant dans l'axe qu'un petit canal conique dont le sommet est virtuellement ouvert sous la base parfois persistante des stigmates. La pointe de la radicule est engagée dans ce canal. La simple observation des bords des valves du péricarpe ouvert montre que l'épaisseur est très faible dans cette région tandis qu'elle croît progressivement vers le milieu de la valve ; et que ce bord est creusé d'une gouttière longitudinale, logement du faisceau libéro-ligneux médian du carpelle. De plus, la paroi du fruit subit en cette région fissile de légères modifications. Elle est constituée par une zone interne de cellules scléreuses à parois irréguliè-

rement sinueuses, et par une zone externe de petits éléments scléreux isodiamétriques renfermant de nombreux faisceaux. Le long des lignes d'ouverture les cellules internes sont plus étroites, plus serrées, surtout au contact du faisceau médian du carpelle, qui y est en partie enchâssé ; les petites cellules externes s'allongent elles-mêmes un peu dans le plan de fente.

Ces dispositions expliquent déjà suffisamment le mode d'ouverture du fruit ; l'étude brève de son développement l'éclairera encore davantage.

Déterminisme morphologique des lignes d'ouverture. — Une

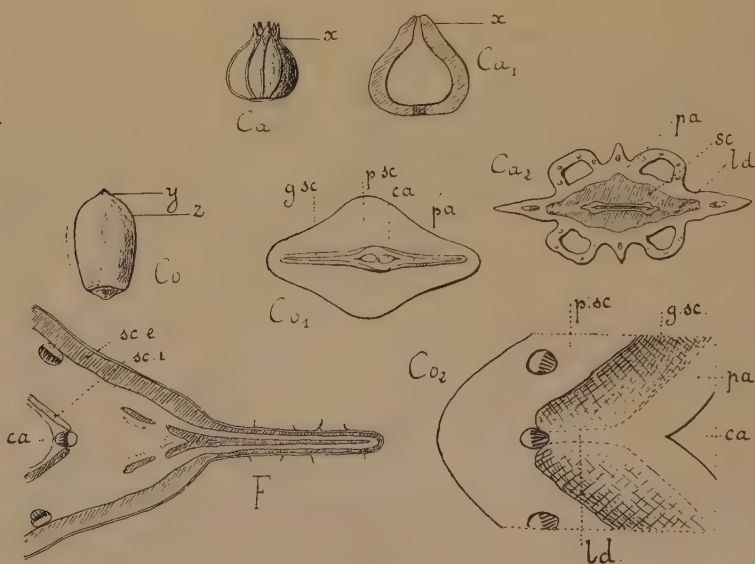


Fig. 2. — *Ca*, fruit de *Carpinus Betulus* : *Ca*₁, coupe longitudinale du même ; *Ca*₂, coupe transversale au sommet ; *pa*, parenchyme ; *sc*, tissu scléreux ; *ld* ligne de déhiscence. — *Co*, fruit de *Corylus Avellana* ; *Co*₁, coupe suivant *y* ; *Co*₂, coupe suivant *z* ; *ca*, cavité du fruit ; *pa*, parenchyme ; *p. sc*, petites cellules scléreuses ; *g. sc*, grosses cellules scléreuses ; *ld*, ligne de déhiscence. — *F*, fruit de *Fagus silvatica*, coupe transversale d'un angle, un peu au-dessous du sommet ; *ca*, cavité du fruit ; *sc. e*, *sc. i*, sclérenchyme externe et sclérenchyme interne.

coupe transversale (*Co*₁, fig. 2) faite au sommet d'un fruit très jeune montre que les deux carpelles sont repliés en dedans le long de leur nervure médiane, les deux faces internes de chaque pli venant en contact, sauf vers l'axe, où se trouvent deux petites cavités ovales séparées par une cloison molle.

2) (*Co*₂, fig. 2) Plus bas, les cavités sont plus larges ; la paroi

plus épaisse se divise en deux zones : l'interne est un tissu blanc, mou, l'externe plus dense se sclérifiera seule. Chaque loge renferme un ovule, parfois plusieurs. Un seul de tous ces ovules se développera en graine, rarement deux ; à mesure disparaît le tissu spongieux, ainsi que la cloison. Pendant ce grossissement de la graine les angles des carpelles repliés s'ouvrent peu à peu, et une grande partie de la cavité circularise son pourtour. Seul le sommet en reste plus ou moins rétréci sur ses bords, comme nous l'avons vu, jusque dans le fruit mûr.

La marche de la sclérification du péricarpe se fait en direction générale basipète ; quelques assises seulement de la base d'attache sur la cupule restent parenchymateuses, et permettent à la maturité la chute de l'akène. Pour chaque valve, la différenciation gagne peu à peu les bords (*Co*, fig. 2). Le long des plis médians il se produit ainsi un retard de sclérification, qui permet au diamètre du fruit de s'accroître pendant quelque temps ; mais, en ces endroits, les éléments cellulaires, resserrés, au moins au début, par la plicature, sont gênés dans leur développement et restent plus étroits, plus allongés, et moins lignifiés.

Carpinus Betulus.

Le fruit du Charme (*Ca*, fig. 2) a de grandes analogies avec celui du Coudrier ; il est plus aplati ; les dents du calice sont très distinctes au sommet. L'ouverture à la germination se fait, comme dans la noisette, par séparation de deux valves le long des lignes médianes dorsales, et par suite de dispositions anatomiques analogues. Ici, la zone externe du fruit reste parenchymateuse, et se détruit rapidement sur le sol, laissant une sorte de noyau. La marche de la sclérification de ce noyau et la chute du fruit donneraient lieu aux mêmes observations que pour la noisette. Le repliement des carpelles y reste très accentué jusqu'à la maturité.

L'*Ostrya carpinifolia* rappelle beaucoup le Charmé.

CASTANÉACÉES

Fagus silvatica.

Les akènes ou *faînes* renfermés au nombre de deux dans une cupule sont pyramidaux, à trois angles très aigus et aplatis même en ailes dans la moitié supérieure du fruit ; leur sommet est couronné par l'extrémité libre des six sépales soudés pour le reste avec l'ovaire. Celui-ci est formé de trois carpelles. A la base de la colonne stylaire, chaque carpelle est replié le long de sa nervure médiane, de façon à rapprocher jusqu'au contact les épidermes internes de ses deux moitiés ; il s'unit bord à bord avec les deux carpelles voisins. Dans cette partie du fruit, chaque carpelle n'est pas individuellement fermé, et la loge unique du fruit est, en section, une sorte de fente étoilée à trois branches.

A ce niveau, la paroi du fruit se compose d'une zone scléreuse superficielle, qui se prolonge en s'amincissant sur les deux faces de chaque aile et dérive surtout des tissus calicinaux ; — d'une zone moyenne parenchymateuse à sclérification faible, renfermant des faisceaux, — et d'une zone interne scléreuse séparée de l'épiderme interne par quelques assises de parenchyme. Cette assise interne présente aux angles de la cavité un retard de la sclérification, et une orientation des éléments suivant le plan radial.

A un millimètre au-dessous du sommet, chaque carpelle dirige radialement ses bords vers l'axe, les soude l'un avec l'autre et avec les bords des carpelles voisins. Le fruit devient alors triloculaire, chaque loge renfermant deux ovules. La couche scléreuse externe garde à ce niveau la même importance ; elle s'épaissit même ; mais la couche interne s'interrompt aux angles, et n'a plus que peu d'importance (*F*, fig. 2).

A l'inverse de ce qui se passe dans le fruit du Charme, la paroi dure du fruit provient donc surtout ici des tissus calicinaux.

La marche de la sclérification se fait comme dans les fruits précédents ; et les dispositions structurales que nous avons

décrites nous permettent de comprendre pourquoi, à la germination, qui a lieu au printemps suivant la maturité, la rupture se fait encore par des fentes qui, partant du sommet, suivent peu à peu les angles du fruit, surtout deux d'entre eux, pendant le déplissement des cotylédons épigés.

Les fruits des Chênes et des Châtaigniers ont un péricarpe parcheminé à la surface duquel il est ordinairement impossible de retrouver des angles rappelant les plis carpellaires initiaux. Aussi, leurs parois se déchirent-elles le plus souvent, à partir du sommet, d'une façon irrégulière, sauf dans quelques Châtaignes triangulaires, qui rappellent un peu les faines.

BÉTULACÉES

Betula alba.

Description du fruit et germination. — Le fruit provient d'un ovaire libre à deux carpelles repliés en dedans le long de leur nervure médiane, fermés et concrescents. C'est un akène aplati, dont les bords, correspondant aux nervures médianes, sont prolongés en ailes minces. Des deux ovules, un par loge, de l'ovaire, un seul se transforme en une graine ; la pointe de la radicule est placée sous la base persistante du style.

Sous l'influence de la pression croissante de la graine, le péricarpe s'ouvre à partir du sommet par deux fentes qui suivent les nervures médianes.

Déterminisme des lignes d'ouverture. — La paroi du fruit (*B*₂, fig. 3) comprend à maturité une zone externe parenchymateuse peu épaisse dont l'épiderme se prolonge presque seul pour former les ailes ; et une zone interne scléreuse à cellules isodiamétriques, continue en face de la cloison ; sur la face interne de la cavité subsistent des vestiges d'un parenchyme interne disparu.

Les faisceaux médians des carpelles, placés dans la zone parenchymateuse externe sont un peu enfoncés dans la zone scléreuse. Celle-ci, à cette place, a ses cellules un peu allongées dans le sens de l'axe, avec des membranes plus

minces. Ces deux particularités déterminent un amincissement du scléocarpe, provenant encore ici d'une plicature carpellaire.

Les fruits des Aunès donneraient lieu à des descriptions analogues : la zone scléreuse interne est même complètement interrompue contre les faisceaux médians (A, fig. 3); par contre, sous l'épiderme externe se trouve un hypoderme à

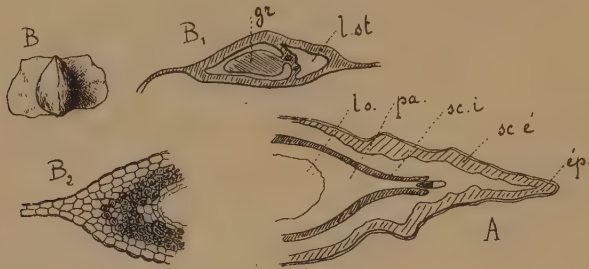


Fig. 3. — *Bétulacées*. — B, Fruit de *Betula alba*; B₁, coupe transversale du même; B₂, coupe plus grossie d'un des angles. — A, coupe d'un angle d'un fruit d'*Alnus glutinosa*; lo, loge; pa, parenchyme; sc. i, sc. é, sclérenchyme; ép, épiderme.

grosses cellules ponctuées, légèrement sclérifiées, qui se prolonge en s'amincissant dans des ailes plus épaisses que celles du fruit de Bouleau.

MYRICACÉES

Myrica Gale.

Le fruit du *Myrica Gale* (*M*, *M*₁, fig. 4) est un akène drupacé flanqué de deux bractées charnues libres au sommet. Il dérive, comme celui des Juglandacées, de deux carpelles ouverts et concrescents.

La structure du fruit mûr rappelle celle du fruit du *Betula alba*. Contre le faisceau médiocarpellaire, la zone scléreuse, qui partout ailleurs est formée de sclérites canaliculées isodiamétriques, se compose de fibres longitudinales à section très étroite et à cavité linéaire (*M*₂, fig. 4).

L'ouverture du fruit se fait comme dans les Bétulacées et pour les mêmes causes.

Conclusions communes aux Juglandacées, Corylacées, Castanacées, Bétulacées et Myricacées. — En résumé, dans ces cinq familles, le mode d'ouverture du fruit à la germination, quand il est régulier, est le même : c'est une *déhiscence passive loculicide*. Elle est déterminée par un repliement en dedans de chaque carpelle le long de sa nervure médiane. Le pli ainsi formé, qui persiste plus ou moins dans le fruit mûr (*Juglans, Corylus...*), se traduit dans tous les cas par un retard de sclérification, ou par des variations de structure ou d'orientation des éléments de la zone scléreuse.

Si l'on se rappelle que les Salicacées ont des fruits capsulaires à déhiscence loculicide, on voit qu'au point de vue très particulier qui m'occupe, et sans que je veuille en tirer des conclusions exagérées, il y a un rapprochement curieux à faire entre ces familles résultant du morcellement de l'ancienne grande famille des Amentacées.

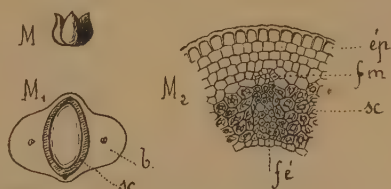


Fig. 4. — *Myricacées*. — *M*, fruit de *Myrica Gale* ; *M₁*, coupe transversale ; *b*, bractée ; *M₂*, structure de la ligne de déhiscence ; *ép*, épiderme ; *fm*, faisceau médian ; *sc*, tissu scléreux ; *fé*, fibres étroites.

POLYGONACÉES

Genre *Rumex*.

Description du fruit et germination. — Le fruit du *Rumex crispus* est un akène triquètre, provenant d'un ovaire à trois carpelles ouverts, repliés en dedans le long de leur nervure médiane, et concrescents par leurs bords. Il renferme une seule graine exalbuminée, dont la radicule place sa pointe sous le sommet du fruit. La rupture du péricarpe, lors de la germination, commence au sommet de l'akène : il se fend le long des trois angles, et les fissures se prolongent en moyenne jusqu'au quart de leur longueur, inégalement. L'une d'elles se prolonge souvent jusqu'à la moitié de la hauteur du fruit. Les cotylédons sortent facilement par l'ouverture étoilée ainsi faite.

Raisons anatomiques de l'ouverture. — La cause physiologique de la rupture du péricarpe est évidemment ici encore le gonflement de la plantule croissante. La position des fentes coïncide avec la répartition de lignes de faible structure.

La paroi du fruit, à maturité, ne se compose plus guère que de l'épiderme externe; les tissus plus profonds, parenchymateux, ont été écrasés par suite de la croissance de la graine pendant la maturation.

Sur la section transversale, les cellules épidermiques des

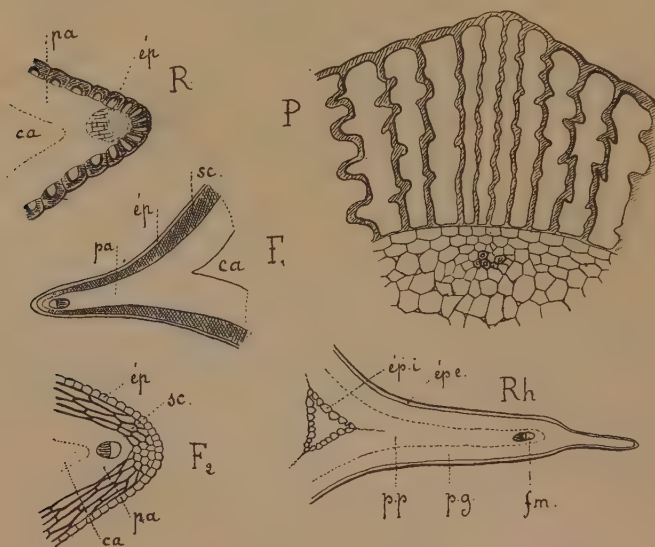


Fig. 5. — *Polygonacées*. — *R*, coupe d'un angle d'un fruit de *Rumex crispus*; *ca*, cavité du fruit; *pa*, parenchyme; *ép*, épiderme. — *P*, coupe d'un angle d'un fruit de *Polygonum*. *F*₁, coupe transversale d'un angle d'akène de *Fagopyrum esculentum*. *F*₂, détails d'une coupe analogue : *ép*, épiderme; *pa*, parenchyme; *sc*, tissu scléreux; *ca*, cavité. — *Rh*, coupe transversale de l'angle d'un akène de *Rhæum*, *ép.e*, *ép.i*, épidermes; *p.p*, *p.g*, parenchymes à petites ou grosses cellules

faces du fruit sont sensiblement carrées (*R*, fig. 5). Leurs membranes externes et latérales sont fortement épaissies et lignifiées, la membrane interne reste mince; ces éléments prennent ainsi la forme de cloches à ouverture tournée vers le centre du fruit. De plus, les épaississements latéraux, comme l'a montré Kraus (1), sont onduleux de telle sorte que la cavité, vue extérieurement, est étoilée. Aux angles, les cellules sont

(1) GREGOR KRAUS, *loc. cit.*, 1867.

un peu plus allongées radialement, plus étroites, leurs membranes sont moins épaisses et les ondulations latérales, comme l'indique Kraus, font défaut. Signalons enfin que la sclérification les frappe tardivement. Ces particularités tiennent sans doute ici encore à la gêne apportée dans le développement des cellules des angles par la plicature.

Observations presque identiques pour d'autres espèces : *R. conglomeratus*, *R. pulcher*, *R. Acetosella*, *R. Acetosa*,...

Genre **Polygonum**.

Les fruits des *Polygonum* sont tantôt triquètres, tantôt aplatis et à deux angles. Ces deux formes de fruits se rencontrent simultanément dans certaines espèces : *P. Persicaria*, *P. Hydropiper*,... La forme triquètre s'observe seule dans les *P. aviculare*, *P. Convolvulus*,... la forme aplatie dans le *P. orientale*. Cette variation vient de ce que tantôt l'ovaire se compose de trois carpelles ouverts, concrescents aux bords, pliés le long de leurs nervures médianes, tantôt de deux seulement.

La germination des fruits se fait comme pour ceux du genre *Rumex*. Les raisons anatomiques de la position des fentes de rupture du péricarpe sont aussi du même ordre. Le sclérocarpe (*P.* fig. 5) n'est constitué que par l'épiderme dont les cellules sont allongées normalement à la surface externe, et munies sur leurs faces latérales de replis saillant fortement à leur intérieur ; aux angles, les cellules sont plus étroites, à parois plus minces, à peine ondulées.

Sous-genre **Fagopyrum**.

Le fruit du *Fagopyrum vulgare* ou Sarrasin est bien connu. Sa description et l'étude morphologique de sa germination ont été reprises avec détails, tout récemment, par M. Miège (1). Il s'ouvre par trois fentes qui commencent au sommet, et s'étendent plus ou moins loin le long des angles.

Kraus (2), qui a décrit le premier la structure du péricarpe

(1) EM. MIEGE, Recherches sur les principales espèces de *Fagopyrum* (Thèse de doctorat d'Université, Paris 1910).

(2) KRAUS, loc. cit.

dans cette espèce, a esquissé les variations qu'elle subit aux angles. Sa description sur ce point a besoin d'être complétée et précisée, et même quelque peu modifiée.

L'épiderme externe (F_1 , F_2 , fig. 5) a sur les faces de l'akène des cellules plates, larges, à membranes minces; elles deviennent plus petites aux angles. L'hypoderme forme la couche scléreuse du péricarpe; elle comprend, au milieu des faces, plusieurs assises de cellules scléreuses allongées transversalement. Vers les angles, le nombre des assises diminue, leur largeur devient plus faible; elles s'orientent peu à peu longitudinalement. Au sommet du fruit, le nombre des assises de fibres verticales n'est plus aux angles que d'une ou deux; la sclérisation y est moins poussée, et ces angles s'accroissent beaucoup.

En résumé, les modifications structurales aux angles, qui facilitent la rupture du péricarpe, sont dues à des plicatures carpellaires qui, très nettes encore à maturité dans la partie supérieure de l'akène, s'effacent un peu à sa base par suite du développement de la graine.

Genre *Rhœum*.

Les fruits des Rhubarbes (*Rh. palmatum*, *Rh. Ribes*,...) sont toujours des akènes trigones dont les angles sont aplatis en larges ailes. Leur constitution morphologique est la même que dans les autres genres de Polygonacées; mais ici s'observe normalement, dans le fruit mûr, une disposition qui n'est qu'indiquée chez ceux-là. C'est l'*acropylie*, c'est-à-dire la non-fermeture du fruit mûr à son sommet; aussi la sortie de la radicule, supère comme dans les autres Polygonacées, est-elle facile lors de la germination. L'ouverture triangulaire du sommet s'accroît ensuite facilement par la délamination médiane des angles et des ailes, facilitée par la composition anatomique des parois (*Rh*, fig. 5). L'épiderme externe seul est sclérifié; sous l'épiderme se trouvent deux assises de grosses cellules à membranes ponctuées, légèrement lignifiées; au-dessous, un parenchyme mou à petites cellules entourant la cavité du fruit, circularisée par le développement de la graine, se prolonge dans les angles dont

il forme la zone moyenne. Les ailes sont seulement constituées par l'épiderme et l'hypoderme à cellules très réduites.

Conclusions relatives aux Polygonacées. — En résumé, les akènes de toutes les Polygonacées s'ouvrent, à la germination, de la même manière : ils ont une *déhiscence loculicide passive*. La radicule, placée sous le sommet du fruit souvent incomplètement clos, commence par sa croissance la rupture du péricarpe, le long des angles ; l'épanouissement des cotylédons la prolonge ensuite plus ou moins loin. Les angles résultent d'un *repliement en dedans de chaque carpelle le long de sa nervure médiane* ; ce repliement se traduit par un *affaiblissement de la structure le long du pli* (moindre lignification, orientation des éléments...).

URTICACÉES

Sous-Famille des URTICÉES

Germination des fruits. — Les espèces indigènes du genre *Urtica* (*U. dioica*, *U. urens*, *U. pilulifera*) ont pour fruits de petits akènes oblongs lancéolés, aplatis, à bords angulaires, finement alvéolés sur les deux faces ; au sommet, une petite saillie représente la base persistante du style. Le fruit des *Parietaria* est assez analogue, mais lisse et d'un noir luisant. Chez toutes ces plantes, l'akène est uniloculaire, uniséminé ; l'embryon est droit, pendant, la pointe de sa radicule est placée sous le sommet du fruit.

Le pistil des Urticées comprend typiquement deux carpelles fermés et concrets, mais l'un d'eux avorte complètement : le fruit est donc pratiquement monocarpellaire.

A la germination, le péricarpe s'ouvre, à partir du sommet, en deux fentes qui suivent les angles du fruit : la *déhiscence est à la fois loculicide et suturale*.

Chez les Orties, c'est la radicule qui en s'accroissant commence l'ouverture ; le gonflement et l'écartement des cotylédons la continuent. Dans la *Pariétaire*, le fruit est déjà fendu sur les trois quarts de sa longueur que rien encore n'en est sorti : c'est donc

le gonflement global de l'embryon qui fait éclater le péricarpe. Le sommet de la graine fait alors saillie sous forme d'un sac blanchâtre que perce peu après la pointe de la radicule (*P*, fig. 6).

Préparation anatomique de la rupture. — Le péricarpe, très mince, ne présente qu'une assise scléreuse, contiguë à l'épiderme interne, et dont les cellules sont épaissies en cloches à ouverture interne (*U*, fig. 6). Aux angles, 1-3 cellules sont plus étroites que les autres, moins lignifiées, à lignification plus

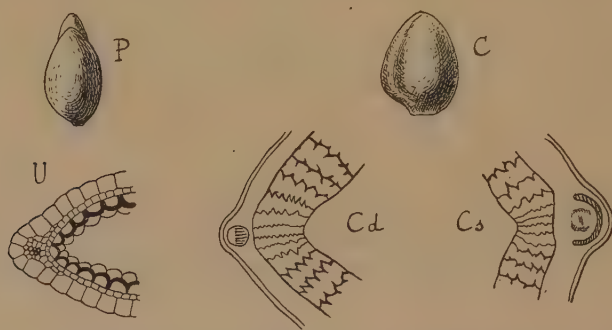


Fig. 6. — *P*, fruit germant de *Parietaria*. *U*, Coupe transversale d'un akène d'*Urtica urens*. *C*, akène de *Cannabis sativa*; *Cd*, coupe de la région dorsale; *Cs*, coupe de la région suturale.

tardive. Les cellules de l'épiderme interne y sont aussi plus petites. En face, se trouve un faisceau très réduit. Ces caractères indiquent nettement une sorte d'écrasement des éléments par plicature du carpelle le long de sa nervure médiane, et aussi le long de la suture, après complète adhérence de celle-ci.

Sous-Famille des CANNABINÉES

Germination du fruit. — Le Chanvre (*Cannabis sativa*) et les Houblons ont des akènes plus bombés que ceux des Orties; chaque bord présente une carène nette, légèrement ailée dans les Houblons. L'embryon est courbe; la radicule longe la carène correspondant au faisceau médian de l'unique carpelle développé, et place sa pointe sous le sommet du fruit (*C*, fig. 6).

A la germination, le péricarpe s'ouvre par une fente qui, commencée au sommet, suit le bord radiculaire; puis une

seconde fente partant du sommet suit la carène suturale. Ces deux fentes gagnent peu à peu la base du fruit, entourée d'un bourrelet coriace : les deux valves restent adhérentes à leur base, et l'embryon s'en libère totalement par redressement de sa tigelle.

Pendant cette ouverture, les deux carènes, réunies au sommet et à la base, se détachent du reste du fruit, à la façon d'un anneau méridien : elles renferment les faisceaux dorsaux et ventraux.

En somme, nous avons ici encore une *déhiscence à la fois loculicide et suturale*, comme dans les Urticées ; elle se fait en deux temps successifs, comme dans le genre *Urtica*.

Dispositions structurales. — La structure du péricarpe rappelle celle des *Urtica* ; les tissus sont, cependant, plus épais. Les faisceaux, en particulier, sont plus développés ; le faisceau ventral ne représente pas seulement l'union des faisceaux marginaux du carpelle développé, mais il s'y ajoute le système libéro-ligneux du carpelle atrophié, représenté ici par son stigmate.

L'assise scléreuse est formée de cellules allongées radialement, à membranes extrêmement plissées, ce qui rend leurs parois anfractueuses (*Cd*, *Cs*, fig. 6). Aux angles, pour les 3-5 rangées qui longent les lignes d'ouverture, les plissements sont très réduits, presque disparus ; les membranes y sont moins épaissies, et leur lignification est plus tardive. Ce contraste, très net surtout dans les fruits des *Humulus*, doit être attribué aux mêmes causes que pour les Urticées.

Sous-Famille des ARTOCARPÉES

Les fruits du *Ficus Carica* et des autres figuiers sont, comme on sait, de petites drupes attachées à la face interne d'une bouteille charnue formée par la condescence des rameaux florifères.

Le noyau de chaque drupe, un peu variable de forme suivant les variétés (figes vertes, figes violettes...), est ovoïde à grand axe transversal, aplati latéralement, avec une légère carène bordante, aboutissant en bas à un ombilic où sont groupées les

ouvertures d'entrée des faisceaux, et en haut à un apicule à peine distinct.

D'un côté, la carène est très nette, c'est le côté dorsal. De l'autre, elle l'est moins, c'est le côté sutural : elle paraît creusée d'une faible gouttière linéaire, où se loge en partie le complexe fasciculaire dont nous avons parlé à propos des Cannabinées.

L'ouverture du noyau se fait le long de la carène. Sa structure et les modifications qu'elle subit rappellent ce que nous avons trouvé dans les *Humulus*.

Sous-Famille des MORÉES

Le noyau des drupes agrégées des Mûriers (*Morus alba*, *M. nigra*) rappelle celui des Figuiers, mais il est triédrique, son grand axe est vertical, et il est rétréci à la base où s'observent les entrées des faisceaux ainsi qu'une saillie dorsale marquant la pointe de la radicule. De cette saillie part une petite carène qui rejoint le sommet faiblement apiculé et qui descend le long de l'autre bord en s'atténuant (ligne suturale). De chaque côté de la ligne suturale se voit un sillon, à peine indiqué chez les Ficus.

A la germination, sous la poussée de la radicule, le noyau se fend d'abord nettement à partir de la base en suivant le bord caréné jusqu'au sommet. Une déchirure secondaire, plus irrégulière, gagne le sommet en suivant l'un des sillons latéraux de la face suturale. Les deux valves du péricarpe se détachent et libèrent complètement l'embryon.

La structure du noyau est semblable à celle des Ficus, mais le pli sutural est presque effacé, sans doute à cause de la forme triédrique prise par les noyaux grâce à la compression des drupes dans le fruit composé.

Sous-Famille des CELTIDÉES

Les fruits des *Celtis* (*C. australis* et *occidentalis*), sont des drupes ayant un noyau globuleux, osseux, à surface couverte de saillies réticulées (*C*, fig. 7).

La base en est marquée par une cicatrice (C_1 , fig. 7) où se voient des orifices d'entrée de faisceaux, le sommet par une faible pointe. De la base montent vers le sommet deux légères crêtes méridiennes diamétralement opposées. L'une, nettement aiguë, correspondant à la ligne médiane du seul carpelle développé. L'autre présente un léger sillon linéaire médian et n'est bien visible que sur les trois quarts inférieurs du noyau (C_1 , fig. 7); elle reçoit dans ce sillon une partie du complexe vasculairesutural; c'est sous son extrémité inférieure qu'est placée la pointe de la radicule d'un embryon très replié.

A la germination, une fissure commençant au point d'appui de la pointe radiculaire suit le sillon linéaire ventral; elle traverse la cicatrice basilaire et gagne la côte dorsale qu'elle suit à son tour. Le noyau se brise ainsi en deux valves égales qui laissent libre l'embryon.

Dispositions structurales. — Le noyau, très épais, comprend : l'épiderme interne à cellules scléreuses, canaliculées, un peu allongées en direction radiale; une assise de petites cellules touchant l'épiderme; enfin une zone d'une quinzaine d'assises de cellules scléreuses canaliculées, assez grandes,

Le long des deux lignes d'ouverture, des modifications se présentent (C_2 , C_3 , fig. 7). Les cellules de l'épiderme interne sont plus basses, à membranes moins fortement épaissies, plus tardivement lignifiées. Du côté de la nervure médiane, le sclérénchyme de la zone externe forme, sur la coupe transversale, une trainée radiale très nette d'éléments plus étroits, plus allongés radialement, à membranes plus minces et plus tardivement lignifiées. Cette trainée, plus large à son extrémité interne

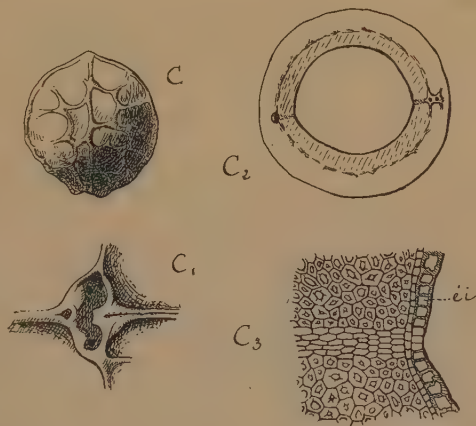


Fig. 7. — C, noyau de la drupe de *Celtis australis*; C_1 , détails de sa base; C_2 , coupe transversale; C_3 , structure de la ligne dorsale de déhiscence; *ei*, épiderme interne (demi maturité).

(5-6 cellules), est étroite à son extrémité externe, contre le faisceau (2-3 cellules). Une disposition analogue, mais bien moins nette, s'observe dans l'autre région d'ouverture.

Ces particularités de structure, comparables à celles que nous avons trouvées dans les groupes précédents d'Urticacées, et plus nettes encore que dans ceux-ci, marquent de nouveau ici la présence d'une plicature double, restée visible au sommet du fruit, où la cavité s'aplatit jusqu'à être laminaire, reconnaissable dans le tiers supérieur à deux angles rentrants de la paroi, mais effacée presque complètement dans le reste du fruit par la circularisation de la cavité.

Sous-Famille des ULMÉES

Les Ormes ont des fruits aplatis, ailés (samares) ; leur péricarpe est presque entièrement parenchymateux, l'épiderme interne seul présentant un léger épaississement de ses membranes. La radicule, qui est supère, perce facilement le sommet du péricarpe, et la déchirure se prolonge le long des deux angles pour la libération des cotylédons.

Conclusions relatives aux Urticacées. — En résumé, dans tous les groupes d'Urticacées, la couche scléreuse de l'akène ou du noyau, dérivant d'un seul carpelle fermé, replié le long de sa nervure médiane et aplati le long de sa suture, s'ouvre, à la germination, par deux fentes, l'une suturale, l'autre loculicide. Exception doit être faite pour le noyau des Mûriers, dont le pli sutural s'efface de bonne heure. Ces deux fentes sont préparées par l'existence de deux lignes de faible résistance, à éléments plus petits, à sclérification tardive et faible.

Des différences secondaires s'observent dans la situation du point initial de rupture, qui dépend de la position de la radicule. La rupture commence au sommet du fruit dans les Urticées, les Ulmées, les Cannabinées, où la radicule est supère ; à sa base dans les Celtidées, les Morées, où la radicule est infère.

CHÉNOPODIACÉES

Les fruits des *Salicornia*, *Salsola*, *Chenopodium*, *Atriplex*, ont un péricarpe mince, sans assise scléreuse, qui vers la maturité se dessèche et se déchire irrégulièrement, mettant les graines en liberté.

Les fruits dans les genres *Beta* et *Spinacia* possèdent au contraire un sclérocarpe, et nous intéressent seuls.

Genre *Beta*.

Les faits sont les mêmes dans les diverses variétés de l'espèce *Beta vulgaris*.

Description du fruit et germination. — Le fruit est un

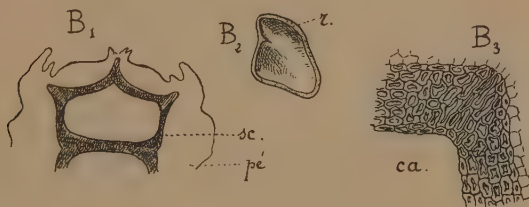


Fig. 8. — B_1 , coupe axiale d'un fruit de *Beta maritima*: *sc.*, sclérenchyme; *pé* péricarpe.
 B_2 , opercule vu par la face interne: *r.*, place de la radicule. B_3 , détail de la structure de la ligne de déhiscence.

akène osseux uniloculaire, uniséminé, provenant d'un ovaire à deux carpelles ouverts et concrescents, semi-infère. Sa base est enveloppée par un anneau charnu d'origine calicinale. Souvent plusieurs fruits se soudent par leur anneau basilaire. Le dessin d'une coupe axiale du fruit rappelle celui d'une marmite munie de son couvercle (B_1 , fig. 8). Celui-ci porte en son milieu les restes de la base des styles; comme il est mentionné dans Engler et Prantl (1), il se détache facilement sous une faible pression, après quelque temps de macération du fruit dans l'eau.

A la germination, le fruit s'ouvre exactement de cette façon. L'embryon est, comme on sait, enroulé autour de l'albumen;

(1) VOLKENS in ENGLER UND PRANTL, Die natürlichen Pflanzenfamilien, III.

sa radicule a sa pointe placée contre un point du bord du couvercle (B_2 , fig. 8) ; en croissant, elle en soulève un coin. Puis l'effort des cotylédons le rejette complètement de côté. Il reste ainsi une sorte de boîte, à pourtour triangulaire arrondi, dont les bords sont coupés obliquement de dehors en dedans.

Déterminisme anatomique de l'ouverture. — La paroi du fruit, décrite par Kraus (1), comporte de l'intérieur à l'extérieur un épiderme presque complètement détruit dans le fruit mûr, puis une zone scléreuse à plusieurs assises, puis un parenchyme à parois minces recouvert par l'épiderme externe.

Les cellules de la couche scléreuse sont petites, légèrement allongées dans la direction tangentielle, à parois ondulées. Mais, suivant la ligne d'ouverture, elles sont plus longues, (B_3 , fig. 8), et se placent, sur quatre à cinq rangées, radialement, parallèlement à la surface de séparation ; de plus, leurs parois sont plus simples, et, tandis que les autres éléments scléreux sont remplis de cristaux d'oxalate de calcium, elles n'en renferment pas.

La forme surbaissée du fruit, qui est comme écrasé, la présence d'un angle prononcé de sa cavité, suivant le pourtour du couvercle, l'orientation et la plus faible lignification des cellules de la région de rupture semblent indiquer qu'il s'est produit dans la paroi du fruit une plicature circulaire.

En tout cas, on peut rapprocher cette déhiscence passive du fruit de *Beta*, de celle qu'on observe à maturité dans les fruits de plusieurs Amarantacées (*Achyranthes*, *Amarantus*,...), où Guéguen (2) a observé une répartition différente, mais assez comparable, de l'oxalate.

Genre *Spinacia*.

Le fruit de l'Épinard (*Spinacia oleracea*) est ovoï-conique, comprimé, souvent hérissé, dans sa moitié inférieure, de mamelons ou de tubercules pointus.

L'ouverture se fait ordinairement, mais sans régularité, à

(1) KRAUS, *loc. cit.*

(2) F. GUÉGUEN, Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames (*Thèse de Paris*, 1904).

partir du sommet, le long des lignes médianes des deux faces du fruit, marquées par une nervure un peu saillante.

La couche scléreuse ne montre aucune disposition facilitant une ouverture régulière. Elle se compose de fibres disposées en deux zones ; l'interne à 1-2 assises de fibres méridiennes, l'externe à plusieurs assises de fibres tangentielles ou obliques. Cette dernière appartient aux tissus calicinaux, dont l'adhérence aux carpelles est complète,

Résumé relatif aux Chénopodiacées. — En résumé, les Chénopodiacées ne montrent aucune homogénéité dans la structure de leurs fruits ni dans l'ouverture à la germination. Seul, le genre *Beta* est intéressant par sa déhiscence pyxidaire qui paraît due à un écrasement ou à une plicature circulaire du péricarpe.

COMPOSÉES LIGULIFLORES

Le fruit est toujours un akène allongé surmonté d'une aigrette ; il provient d'un ovaire à deux carpelles ouverts, adhérent dans toute sa hauteur aux pièces florales externes. La structure du péricarpe y est donc complexe. L'embryon de la graine unique est toujours dressé ; la pointe de sa radicule infère s'appuie toujours contre la base du fruit. La germination, toujours très facile, s'obtient quelques jours après la chute du fruit mûr.

Première série ; Type *Leontodon autumnalis*.

L'akène est surmonté d'une aigrette rousse sessile, à poils plumeux (*L.* fig. 9). Cinq légers sillons longitudinaux, également espacés, en marquent la surface, d'un bout à l'autre. Ils séparent cinq plages égales, ridées en travers ; les rides sont légèrement épineuses dans le tiers supérieur. Quand la graine germe, la radicule perce la base d'attache de l'akène, et fait éclater le péricarpe, à partir de ce point, le long de quelques-uns des cinq sillons longitudinaux. Une des fentes ainsi produites, voisine de la ligne d'accolement de deux bords cotylé-

donaires, se prolonge plus que les autres, qui restent ordinairement courtes ; elle atteint souvent la base de l'aigrette, et c'est par elle que se dégagent les cotylédons.

Des coupes transversales faites dans des fruits arrivés à maturité presque complète nous montrent les dispositions structurales suivantes. A la base même, où la cavité du fruit ne se prolonge pas, sa paroi est essentiellement parenchymateuse. Un peu plus haut (L_1 , fig. 9) se différencient cinq cordons de fibres

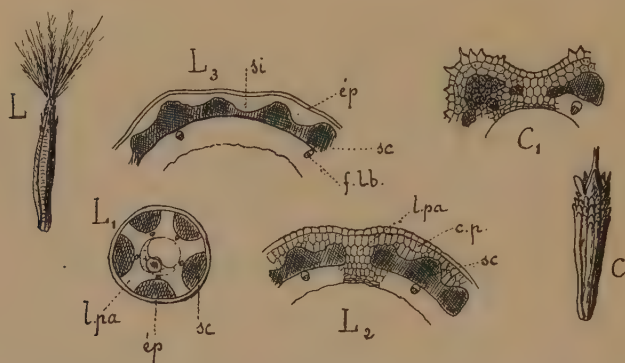


Fig. 9. — L , fruit de *Leontodon autumnalis* montrant les sillons le long desquels se font les fentes d'ouverture ; L_1 , coupe transversale à la base du même ; L_2 , coupe vers le tiers inférieur ; L_3 , coupe vers le milieu : *ép*, épiderme externe ; *sc*, sclérenchyme ; *l. pa*, lames parenchymateuses ; *si*, sillon ; *cp*, cellules ponctuées. C , fruit de *Chondrilla juncea* dépourvu de son aigrette ; C_1 , portion de coupe transversale du même.

scléreuses, touchant extérieurement à l'épiderme, intérieurement à une zone parenchymateuse entourant la cavité. Ces cinq cordons fibreux correspondent aux cinq plages externes du fruit ; contre leur face interne, est appliqué un petit faisceau libéro-ligneux. Ils sont séparés par cinq lames radiales plus étroites, à éléments parenchymateux serrés radialement, correspondant aux cinq sillons superficiels. Jusqu'au second tiers du fruit, cette structure persiste, mais chaque cordon fibreux se trilobe sur sa face extérieure, et entre l'épiderme et lui apparaît une assise (deux aux intervalles des lobes) de cellules ponctuées (L_2 , fig. 9). Plus haut encore, les faces internes des cordons se relient l'une à l'autre, à travers les lames radiales parenchymateuses, par un pont d'une ou deux assises de fibres, qui formera ainsi à maturité le fond du sillon contre

lequel les cellules plus externes, restées minces, viennent se ratatiner par dessiccation (L_3).

Chaque sillon, le long duquel peut se former une fente de déhiscence, est donc une région de faible résistance, à différenciation tardive et incomplète. La description précédente donne d'ailleurs la marche, en direction générale basipète, de cette différenciation. Elle s'arrête à une petite distance de la base d'attache de l'akène, attache qui se brise facilement à maturité.

Les fruits du *Chondrilla juncea* (C, C_1 , fig. 9), ceux d'*Hypochaeris glabra* et *H. radicata*, qui ont des aigrettes pédicellées ou sessiles, offrent des germinations et des structures analogues. La trilobation des cordons de sclérenchyme y est, dès la base, nettement marquée, et les cinq plages externes, séparées par des sillons très nets, sont divisées chacune en trois côtes secondaires.

Le *Thrincia hirta* a deux sortes de fruits : ceux du centre, à aigrette pédicellée, ont une symétrie axiale, et leur surface est divisée en cinq côtes saillantes, trilobées à leur tour et séparées par cinq sillons ; ceux de la périphérie, à aigrette sessile, sont incurvés, un peu déformés. La structure et le mode d'ouverture de ces deux sortes de fruits sont identiques à ce que nous avons décrit plus haut.

Il en est de même dans le *Picris hieracioides*, où les sillons externes sont peu visibles ; dans l'*Helminthia echiioides*, où ils sont complètement effacés ; dans le *Cichorium Intybus*, dont les fruits, surmontés d'une couronne écailleuse et pressés mutuellement dans l'involucre pendant leur maturation, acquièrent des angles qui n'ont aucun rapport de position avec les lignes de déhiscence.

Dans les Épervières (*Hieracium murorum*, *Pilosella, sabaudum*, ...) (H, H_1, H_2 , fig. 10) le péricarpe forme, le long des cinq lignes d'ouverture, des plis saillants qui lui donnent un contour pentagonal. La couche scléreuse, en contact direct avec l'épiderme externe, a une seule assise aux angles, mais s'épaissit au milieu des faces, contre les faisceaux libéro-ligneux. A la base, elle se réduit à cinq cordons, comme dans les genres précédents.

Enfin, dans les genres Salsifis, Scorzonère, Podosperme, l'ouverture se fait aussi le long des cinq angles, occupés par les lames de faible structure traversant une zone scléreuse épaisse. Sur le milieu des faces, cette zone est profondément entamée par une lame radiale incomplète de parenchyme, dont la dessiccation fait naître sur le fruit mûr cinq sillons que l'on aurait pu *a priori* prendre pour les lignes de déhiscence.

Deuxième série : Type *Sonchus oleraceus*.

L'akène du *Laiteron* (*S*, fig. 10) est aplati, à bords minces. Sur chaque face on remarque trois lignes longitudinales de

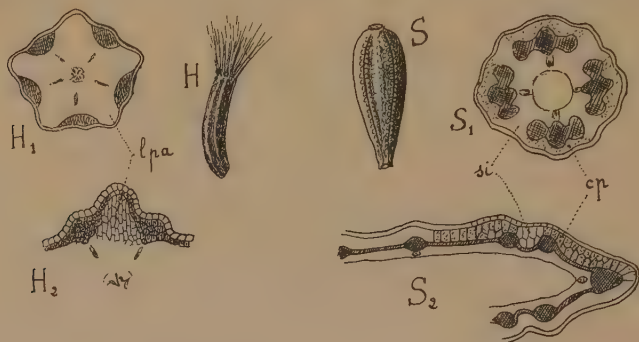


Fig. 10. — *H*, fruit de *Hieracium murorum* ; *H*₁ coupe transversale à sa base ; *H*₂, coupe vers son milieu : *lpa*, lames parenchymateuses. *S*, fruit de *Sonchus asper*, sans son aigrette ; *S*₁, coupe vers la base ; *S*₂, coupe vers le milieu : *si*, sillons ; *cp*, cellules ponctuées.

petites granulations : la ligne médiane est à une seule rangée, les latérales à deux rangées séparées par un sillon étroit très visible. Les quatre plages ainsi délimitées par les bords et les rangées de granulations sont striées en travers.

La sortie de la radicule, à la base du fruit, fait fendre le péricarpe le long des quatre sillons. Son recourbement géotropique prolonge les fentes le long des deux sillons de la face tournée vers le sol. Le développement des cotylédons, enfin, achève le détachement jusqu'au sommet de tout un panneau médian.

La couche scléreuse du fruit (*S*₁, *S*₂, fig. 10) ne montre ici que quatre bandes trilobées, séparées dans le tiers inférieur du

fruit par des lames non sclérifiées. Entre l'épiderme externe et elles, est une zone de 1-2 assises de cellules ponctuées. Contre leurs faces internes montent quatre faisceaux libéro-ligneux. Plus haut, ces quatre bandes se rejoignent par de minces ponts scléreux.

Les fruits d'autres Laiterons (*Sonchus asper*, *S. arvensis*) sont à peu près identiques.

Les akènes des Pissenlits sont moins aplatis, prolongés en bec ; mais ils offrent des caractères très semblables. Les quatre bandes scléreuses montrent chacune, au milieu du fruit, 5, 7 ou 9 noyaux de sclérification, qui convergent vers la base en se fusionnant : de là la légère erreur de Kraus (1), qui décrit la « Hartschicht » du *Taraxacum* comme morcelée en cordons isolés.

Les *Lactuca* et *Prenanthes* se rattachent à ce type, mais la soudure latérale précoce des bandes scléreuses, et leurs plissements irréguliers et multiples en rendent l'assimilation difficile.

Troisième série : Types aberrants.

Les fruits des *Crepis* ont à leur base cinq cordons fibreux isolés, auxquels sont accolés les faisceaux. Mais plus haut, dans les intervalles, se sclérifient cinq autres cordons bientôt égaux aux premiers ; parfois même d'autres cordons supplémentaires s'intercalent. Les fentes d'ouverture, commencées à la base, suivent alors un des intervalles parenchymateux de la zone scléreuse restée fragmentée.

Les fruits du *Barkhausia taraxacifolia* ont les mêmes caractères. Ceux du *B. fetida* sont de deux sortes. Les akènes du centre (B_1 , fig. 11) ont la structure décrite pour les *Crepis* ; ceux de la périphérie (B_2 , fig. 11), à bec plus court, ont à la base cette même structure, mais plus haut les cordons scléreux de la moitié externe du fruit se soudent en une couche continue, sans amincissements.

L'irrégularité complète devient la règle dans le fruit de *Lampsana communis*. Le péricarpe très jeune offre encore à sa base cinq faisceaux libéro-ligneux qui, partant du centre, se dirigent radialement vers cinq cordons de sclérenchyme, et s'y

(1) KRAUS, loc. cit.

appliquent (L_1 , fig. 11). Mais entre ces cordons normaux s'en forment d'autres, assez irrégulièrement (une vingtaine, d'où vingt côtes environ au fruit), qui se groupent et se soudent latéralement sans aucune règle, laissant çà et là des solutions de continuité de la zone scléreuse utilisées à la germination (L_2 , fig. 11).

Enfin, le *Scolymus hispanicus* se distingue nettement des autres formes. L'akène (S_1 , fig. 11) est ovale, aplati, sans aigrette, enveloppé presque complètement dans une bractée

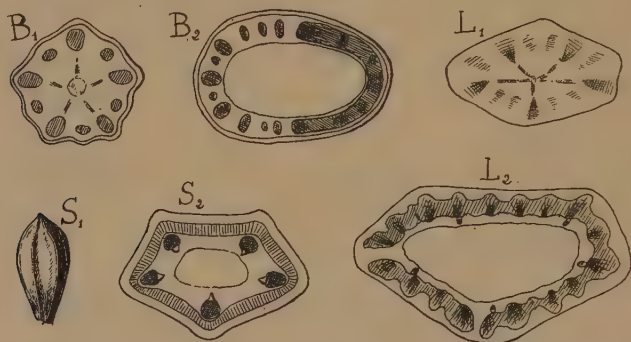


Fig. 11. — *Barkhausia foetida* : B_1 , coupe d'un fruit central; B_2 , coupe d'un fruit périphérique. *Lampsana vulgaris* : L_1 , coupe vers la base; L_2 , coupe transversale vers le milieu de l'akène. *Scolymus hispanicus* : S_1 akène mûr; S_2 coupe transversale au tiers inférieur.

repliée. Sa face externe, bombée, présente deux nervures saillantes, la face ventrale une seule; les bords forment eux mêmes deux côtes saillantes.

Le fruit, à la germination, s'ouvre, à partir de la base, par deux fentes, le long des bords. Une petite échancrure supplémentaire se forme parfois sur l'une des autres nervures.

La couche scléreuse (S_2 , fig. 11) continue, sous-épidermique, est formée de plusieurs assises de cellules volumineuses allongées radialement, à bandes d'épaississement réticulées, grillagées. Les côtes superficielles correspondent à des replis saillants de cette couche : le long de ces replis elle est moins épaisse. Dans les angles internes, sont les cinq faisceaux libéro-ligneux flanqués dorsalement de gros cordons fibreux, équivalents des bandes scléreuses signalées dans les fruits de la première série.

Le développement de la zone à cellules réticulées empêche l'ouverture régulière entre ces cordons.

Conclusions relatives aux Composées Liguliflores. — Dans la grande majorité des cas, l'ouverture à la germination de l'akène des Composées Liguliflores, qui commence toujours à la base, se fait suivant des lignes longitudinales, souvent décelées à l'extérieur par d'étroits sillons, et correspondant à des régions d'interruption ou tout au moins de retard dans la sclérification de la couche dure du péricarpe. Ces lignes séparent des bandes scléreuses ordinairement au nombre de cinq contre lesquelles sont appliqués intérieurement les faisceaux libéro-ligneux du péricarpe. La position de ces bandes indique qu'elles ne tirent pas leur origine des parois carpellaires, mais des verticilles externes, probablement des sépales. La disparition presque totale, à maturité, des tissus mous intérieurs à la zone scléreuse fait que le fruit des Composées Liguliflores, comme probablement celui de presque toutes les Composées, est en entier un faux fruit. La marche générale de la sclérification étant basipète, la chute de l'akène est déterminée par l'arrêt de cette sclérification tout près de la base d'attache.

COMPOSÉES TUBULIFLORES

Le fruit est toujours un akène surmonté d'une aigrette; l'embryon de la graine a sa radicule infère. La germination est facile à obtenir.

1. *Kentrophyllum lanatum*. — L'akène (*K*, fig. 12), surmonté d'une aigrette à soies inégales, est assez gros, tétragone, avec deux angles, l'un dorsal, l'autre ventral, plus saillants. La cicatrice d'attache sur le réceptacle est placée obliquement à la base de l'angle ventral; au-dessous d'elle, l'angle dorsal forme un talon courbe dans lequel est logée la radicule.

À la germination, le talon se fend sous la croissance de la radicule. La fissure se prolonge ensuite le long de l'angle dorsal, puis à travers la cicatrice gagne l'angle ventral, et se prolonge jusqu'au sommet. Les deux valves du fruit s'écartent pour

laisser sortir les cotylédons, auxquels elles sont opposées, et même se détachent complètement.

La paroi du péricarpe (K_1 , fig. 12), au-dessus de la cicatrice, comprend, sous l'épiderme externe, une zone scléreuse composée de plusieurs assises de cellules à parois sinueuses, allongées dans le sens de l'axe, 3-5 fois plus longues que larges. Cette zone scléreuse est divisée dans son épaisseur, en deux lames, par une assise non lignifiée à contenu résineux. La lame externe, la plus épaisse, est vraisemblablement d'origine calicinale ; la lame interne provient peut-être des tissus carpellaires.

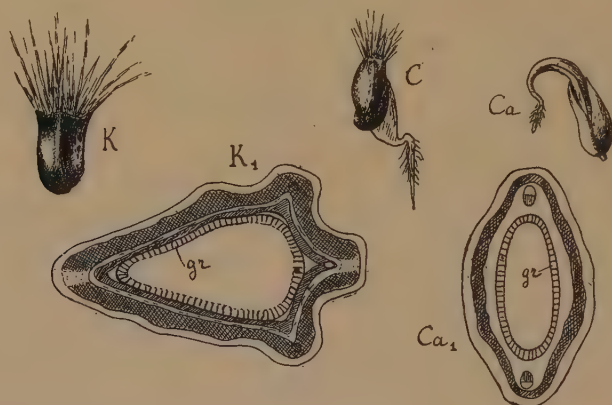


Fig. 12. — K , akène mûr de *Kentrophyllum lanatum* : K_1 , coupe transversale au tiers inférieur, montrant la double zone scléreuse, et les retards de sclérification aux angles ; gr , épiderme scléreux des téguments séminaux. C , germination de l'akène de *Centaurea Cyanus*. Ca , germination de l'akène de *Carduus parviflorus* ; Ca_1 , coupe transversale de l'akène de ce dernier.

Elle touche dans le fruit mûr au tégument externe, scléreux, de la graine. Mais dans le cours du développement, plusieurs assises cellulaires internes de l'ovaire ont disparu. Au niveau de la cicatrice, la lame interne seule persiste.

La sclérification du péricarpe se fait en direction générale basipète. Mais, pour chaque face latérale, elle va de la ligne médiane aux angles saillants. Ceux-ci présentent ainsi un retard de lignification, plus sensible vers la base, et ont à la maturité des éléments moins résistants, et un peu plus étroits et allongés.

Ajoutons que l'ouverture du péricarpe se complique ici de la déchirure du tégument scléreux de la graine. Celle-ci est

rendue plus facile par un amincissement aux angles, la graine, moulée dans la cavité du fruit ayant pris sa forme.

2. *Carduus nutans*. — Les fruits des Chardons ont une forme assez analogue à celle de l'akène de *Kentrophyllum*, mais à arêtes moins accentuées. L'ouverture du fruit germant et la sortie de la plantule se font de façon analogue (*Ca*, fig. 12).

La paroi du fruit (*Ca*₁, fig. 12) montre sous l'épiderme à forte cuticule une zone homogène d'étroites fibres longitudinales plus ou moins sclérifiées. Cette zone, très mince dans les *Carduus* ainsi que dans les genres *Cirsium*, *Centaurea* (*C*, fig. 12), *Serratula*, est assez épaisse dans les genres *Lappa*, *Onopordon*, *Carduncellus*. Le tégument externe de la graine, très épais et très sclérifié, bien qu'à une seule assise, devient le principal agent de protection; l'ouverture à la germination en est plus importante que celle du péricarpe.

Conclusions relatives aux Composées Tubuliflores. — En résumé, la paroi de l'akène des Composées Tubuliflores ne constitue pas un fruit véritable : elle est (sauf peut-être dans le genre *Kentrophyllum*) presque entièrement calicinale. Elle contient une zone scléreuse continue qui s'ouvre le long de deux angles ou plis, l'un dorsal, l'autre ventral, dont un retard de sclérification fait des lignes de faible résistance.

COMPOSÉES RADIÉES

L'akène, dans les Radiées, est extrêmement variable de forme. La structure anatomique et partant le mode d'ouverture le sont aussi; il y a parfois des différences considérables entre des genres voisins, et même entre des espèces du même genre. Nous ne pouvons donc songer à donner une idée complète de cette diversité, et nous n'étudierons que quelques types. Dans tous les cas, la radicule est infère.

1^{re} Série des *Calendula*. — On sait que le Souci des champs (*Calendula arvensis*) porte, dans chaque capitule, trois sortes de fruits également fertiles. Les akènes du pourtour (*C*, fig. 13) sont allongés, trigones, à arête ventrale fortement incurvée vers le centre. La partie inférieure, plus large, renferme la

graine, la partie supérieure est atténuée en bec. La face dorsale, bombée, est bordée de chaque côté d'une rangée de tubercules épineux; sa ligne médiane est marquée d'un sillon bordé lui-même de deux autres lignes de saillies (*Cp*, fig. 13). Les faces latérales, lisses, présentent elles aussi un sillon longitudinal médian, bordé par deux légers bourrelets; l'arête ventrale se prolonge à la base en un talon aminci.

En s'approchant du centre du capitule, on voit s'atténuer et disparaître le bec et les deux lignes dorsales de tubercules; les épines marginales s'aplatissent et s'unissent en deux ailes d'abord dentées, puis entières, larges et enroulées vers le centre (*Ci*, fig. 13); le talon mince se prolonge un peu plus haut le

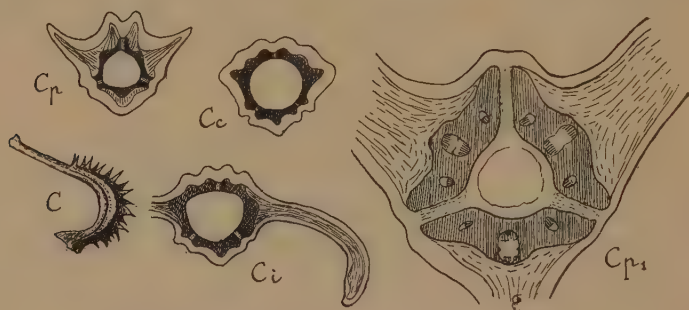


Fig. 13. — *C*, akène du pourtour de *Calendula arvensis* montrant une des faces latérales avec son sillon médian; *Cp*, coupe transversale d'un fruit du pourtour; *Cc*, coupe d'un fruit central; *Ci*, coupe d'un fruit intermédiaire montrant chacune la couche scléreuse avec ses trois zones faibles; *Cp*₁, coupe vers la base d'un fruit du pourtour, montrant les relations entre les faisceaux et la répartition du sclérenchyme.

long de l'arête ventrale. Les fruits intermédiaires prennent ainsi la forme de nacelles: les trois sillons médians des trois faces y restent nettement visibles.

Dans les fruits du centre, les prolongements latéraux disparaissent (*Cc*, fig. 13); la face extérieure devient fortement convexe et se couvre de mamelons. Les akènes les plus centraux prennent ainsi en rapprochant leur sommet de leur base la forme d'anneaux. On y retrouve nettement les trois sillons des faces. Lors de la germination, étudiée antérieurement par John Lubbock (1), la radicule sort par le milieu de la cicatrice

(1) Sir JOHN LUBBOCK, *On Seedlings*, Londres, 1901.

basilaire d'attache; une fente ouvre le péricarpe le long du sillon dorsal, une seconde emprunte l'un des sillons latéraux, ordinairement celui de la face placée le plus en dessous; ces deux fentes se prolongent jusqu'au bec; une troisième plus courte suit parfois le troisième sillon. Une valve se trouve ainsi progressivement soulevée depuis la base, et la plantule se libère facilement du péricarpe.

Structure des fruits. — Sur une coupe transversale faite vers la base d'un fruit périphérique (*Cp*₁, fig. 13), la cavité, triangulaire arrondie, est entourée par trois îlots de sclérenchyme à fibres verticales enveloppant chacun un faisceau libéro-ligneux. Ces trois îlots sont séparés entre eux par trois bandes radiales d'éléments à membranes très peu lignifiées disposés sur quatre rangées régulières, lames suivant lesquelles se fait la déhiscence. La face externe de chaque îlot est flanquée d'un massif de fibres scléreuses larges et courtes, se projetant horizontalement dans les tubercules de la face externe. Le tout est entouré d'une mince couche de parenchyme que recouvre l'épiderme.

A un niveau plus élevé, le faisceau de chaque îlot scléreux se dédouble dans le sens radial, et donne latéralement deux faisceaux plus petits qui se placent chacun contre une des bandes radiales à cellules régulières. Celles-ci sont un peu plus sclérifiées; elles le sont complètement vers le milieu du fruit. De chaque côté d'elles, les faisceaux secondaires déterminent dans la couche scléreuse la production d'une saillie externe: les sillons extérieurs correspondant aux lames de faible résistance deviennent ainsi très nets sur le fruit desséché.

La marche générale de la sclérification se fait encore ici de haut en bas, et, s'arrêtant tout près de la surface d'insertion du fruit sur le réceptacle, permet et favorise la chute.

La structure des fruits centraux et intermédiaires, quelle que soit leur forme, est identique. Toutes les descriptions précédentes pourraient, sans y rien changer d'essentiel, s'appliquer aux fruits du *Calendula officinalis*.

2^o Série des *Chrysanthemum*. — Le *Chrysanthemum segetum* a des fruits de deux sortes. Ceux du disque (*Cc*, fig. 14), provenant des fleurons, sont cylindriques ou légèrement

prismatiques; ceux de la périphérie (*Cp*, fig. 14), provenant des demi-fleurons, sont aplatis tangentiellement.

Les fruits du disque ont dix côtes saillantes, séparées par des sillons profonds. Quand ils germent, ils s'ouvrent à partir de la base, par deux fentes qui suivent exactement deux sillons diamétralement opposés, voisins des bords cotylédonaire rapprochés. Deux valves se séparent complètement. La paroi (*C₁*, fig. 14) contient une zone scléreuse sous-épidermique continue, plus mince au fond des sillons, où les éléments sont orientés radialement; vers la base, leur lignification est peu poussée, et leur sériation plus nette encore.

Les fruits du pourtour ont une structure analogue, mais

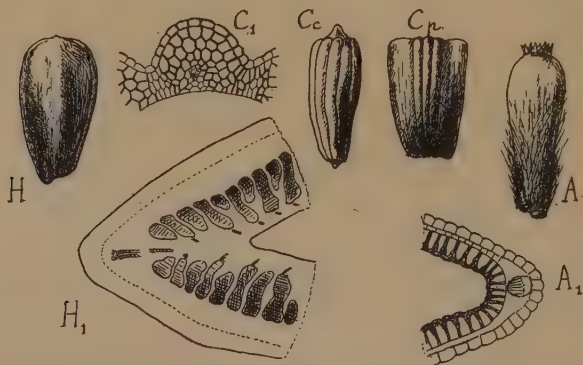


Fig. 14. — *H*, fruit d'*Helianthus annuus*; *H₁*, coupe transversale de l'angle du même. *Chrysanthemum segetum*: *Cc*, akène de fleuron; *Cp*, akène de demi-fleuron; *C₁*, coupe transversale. *Aster sinensis*: *A*, fruit mûr; *A₁*, coupe transversale.

déformée, et sur les bords se développent des appendices scléreux parfois aliformes, qui tantôt prolongent deux côtes opposées, tantôt empiètent sur deux ou trois côtes. L'ouverture du fruit se fait encore par deux sillons diamétralement opposés.

Dans les *Anthemis*, le retard de lignification est encore plus complet; les côtes seules sont sclérifiées.

Les *Senecio* se rapprochent des *Anthemis*: les fruits ont dix côtes à fibres scléreuses, séparées par des intervalles parenchymateux; ces côtes sont reliées par des fibres scléreuses disséminées sur le prolongement de leurs faces internes.

3^o Série des *Helianthus*. — L'akène du Grand Soleil (*H. annuus*) est ovale allongé, atténué à sa base qui est terminée

par la cicatrice d'attache (*H*, fig. 14). Par compression mutuelle, les akènes d'un même capitule prennent un contour losangique, avec un bord, tourné vers le centre du capitule, plus mince que les autres. Ils s'ouvrent à partir de la base, par deux fentes qui suivent les angles aigus, celle du bord mince gagnant plus vite.

La structure du péricarpe a été presque complètement décrite par Gregor Kraus (1), sauf en ce qui concerne les modifications aux lignes d'ouverture. La couche scléreuse est formée de faisceaux de fibres séparés par des lames radiales étroites de parenchyme (*H*₁, fig. 14). Contre sa face interne se trouve une zone parenchymateuse renfermant de nombreux faisceaux conducteurs appliqués contre les cordons fibreux. Aux angles, par suite d'une gêne due au ploiement du péricarpe, les faisceaux fibreux sont plus étroits, leur sclérification est retardée, surtout à la base du fruit.

Dans les *Inula*, il y a de même un grand nombre de cordons scléreux (jusqu'à soixante dans l'*I. Helenium*), mais rien n'indique à la surface du fruit cylindrique la place des fentes d'ouverture.

Dans les *Dahlia*, les *Zinnia*, les *Bidens*, où l'aplatissement des akènes est tangentiel, les cordons fibreux s'unissent latéralement en plaques longitudinales; l'ouverture y est irrégulière.

4^o Série des *Aster*. — Dans l'*Aster sinensis* (*A*, fig. 14) et d'autres *Aster*, dans le *Bellis perennis*, l'*Erigeron*, l'*Achillea*, le fruit, très petit, est ovoïde aplati, à deux carènes dorsale et ventrale, parfois légèrement ailées. Les fentes d'ouverture suivent ces deux lignes. La zone scléreuse se compose d'une seule assise de cellules prismatiques à membranes internes (*Aster sinensis*) ou externes (autres *Aster*, *Bellis*, *Erigeron*) plus fortement épaissies. Aux angles, les cellules sont plus petites, moins lignifiées (*A*₁, fig. 14).

Conclusions relatives aux Composées Radiées. — En résumé dans le grand groupe des Radiées, si homogène au point de vue de la morphologie externe, nous rencontrons une variation très

(1) G. KRAUS, *loc. cit.*

grande du mode d'ouverture du fruit à la germination, correspondant à une grande diversité dans la structure.

Seuls, les *Calendula*, avec leurs trois lignes nettes de faible résistance en rapport avec la vascularisation, et à un degré moindre les *Helianthus* et les *Aster*, avec leurs retards de sclérification aux angles, montrent des dispositions favorisant vraiment une ouverture régulière. Au reste, chez toutes, l'ouverture commence toujours à la base du fruit, la radicule étant infère, et se continue par des fentes ou déchirures longitudinales.

VALÉRIANACÉES

Valerianella olitoria.

Description du fruit et germination. — Le fruit (V, fig. 15) est un akène ovoïde, légèrement comprimé, à trois loges dont deux stériles (V_2 , fig. 15), provenant d'un ovaire infère à trois carpelles clos et concrescents. L'une des moitiés du fruit, correspondant à la loge fertile, est lisse à sa surface. L'autre présente une série de sillons et de côtes : elle correspond aux deux loges stériles.

Le fruit, à la germination, se sépare en deux valves à partir du sommet : les fentes séparatrices suivent sur chaque face du fruit les limites de ses deux parties, qui sont marquées par une nervure. Il apparaît ainsi une sorte de noyau lenticulaire (V_1 , fig. 15) qui à son tour se fend, à partir du sommet, le long de ses bords aigus. La radicule apparaît au sommet ; les cotylédons, qui font face à chaque valve, sont facilement mis en liberté.

Structure du fruit. — Une coupe transversale faite au milieu du fruit, vers le temps de la maturité, montre la disposition des trois loges (V_2). La loge fertile seule est complètement entourée d'une enveloppe scléreuse (V_3), constituée par deux assises cellulaires : l'interne, à fibres longitudinales dont les membranes sont fortement épaissies et lignifiées, à sections carrées sur les deux valves, plus étroites et cunéiformes aux angles ; l'externe, à cellules en U ouvert vers l'extérieur. Du côté

externe se trouve un massif de grosses cellules subérifiées, séparé du sclérocarpe par une assise d'étroites cellules parenchymateuses qui se déchire lors de la germination. Quant aux deux loges stériles, elles sont séparées par une cloison purement parenchymateuse, et leur zone scléreuse, seulement développée sous l'épiderme des faces externes du fruit, ne se raccorde pas avec celle de la loge fertile. Une assise de petites cellules à parois

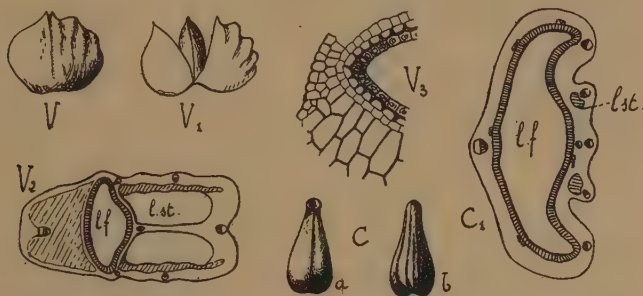


Fig. 15. — *Valerianella olitoria* : V, fruit mûr; V₁, fruit commençant à s'ouvrir; V₂, coupe transversale du fruit; V₃, détail de la structure aux angles de la loge fertile; lf, loge fertile; lst, loge stérile; C, fruit de *Valeriana rubra* : a, face dorsale, b face ventrale; C₁, coupe transversale du même.

minces, continuant de ce côté celle de l'autre face de la loge fertile, l'en sépare; elle se déchire aussi à la germination. Le noyau scléreux de la loge fertile est ainsi isolé.

Valeriana rubra.

Ici, comme dans plusieurs autres Valérianes, le fruit (C, a et b, fig. 15) est aplati dans un plan perpendiculaire à celui de l'aplatissement du fruit des Valérianelles. Son origine morphologique est la même. Une face est lisse (loge fertile) avec une côte saillante (nervure médiane). L'autre est cannelée (loges stériles atrophiées). La cavité de la loge fertile est, sur la coupe transversale, recourbée en un croissant dont la convexité correspond au dos même de cette loge, et dont les angles s'appuient à des faisceaux conducteurs. La radicule est supère.

A la germination, la radicule apparaît au sommet : deux

fentes suivent les côtes latérales, c'est-à-dire les angles de la loge fertile.

La structure de la loge fertile est la même que dans la Valérianelle; la masse subéreuse dorsale n'est représentée cependant ici que par quelques cellules ponctuées isolées. Quant aux loges stériles, elles ne sont représentées que par deux massifs longitudinaux de cellules scléreuses flanqués chacun extérieurement d'un faisceau libéro-ligneux, placé de part et d'autre de la ligne médiane et déterminant, sur la face cannelée du fruit, deux saillies intermédiaires.

Conclusions relatives aux Valérianacées. — En résumé, la loge fertile du fruit des Valérianacées s'ouvre suivant deux plis formés à quelque distance des bords carpellaires, le long de deux nervures.

Les noyaux des Caprifoliacées drupacées (Viornes, Sureaux) s'ouvrent d'une façon analogue.

OLÉACÉES

J'ai étudié seulement dans cette famille les deux genres *Olea* et *Fraginus*.

Olea europæa. — Le fruit de l'Olivier est une drupe, l'olive. Le noyau, très dur, est atténué à son extrémité supérieure en pointe aiguë un peu aplatie en bec (*O*, fig. 16). Les deux arêtes du bec se prolongent sur la surface du noyau par deux saillies longitudinales peu accentuées, creusées d'une légère gouttière où se loge partiellement la nervure médiane de chaque carpelle. Entre ces deux saillies, se voit sur chaque face une dépression correspondant aux bords de la surface de soudure des deux carpelles fermés concrescents constituant le pistil. Les deux loges (*O*₁), dont une ordinairement est stérile, sont séparées par une cloison courbe que le développement en graine de l'unique ovule persistant dans la loge fertile repousse dans l'autre loge. La radicule est supère.

Lors de la germination, le noyau se fend à partir du sommet le long des deux saillies longitudinales médianes : l'ouverture est donc loculicide.

La paroi du noyau, très épaisse, se compose de deux zones. La zone interne, dérivant de l'épiderme interne, est formée de fibres équatoriales courtes, à membranes épaisses, canaliculées ; la zone externe, plus épaisse, comprend des fibres plus courtes encore, enchevêtrées en tous sens. La première zone seule entre dans la constitution des deux faces de la cloison ; encore s'y amincit-elle au milieu. Dans les régions fissiles, les fibres de la zone externe s'allongent et s'orientent radialement, dans le plan

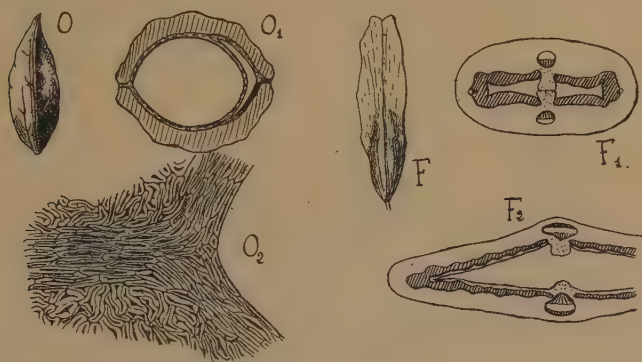


Fig. 16. — *Olea europæa* : O, noyau montrant la ligne d'ouverture ; O₁, coupe transversale du noyau ; O₂, détail de structure de la ligne d'ouverture. *Fraxinus excelsior* : F, samare ; F₁, coupe vers la base du fruit ; F₂, coupe pratiquée plus haut.

même des surfaces d'ouverture (O₂). Au bord interne de la lame ainsi formée, il y a passage insensible, de chaque côté, avec les éléments équatoriaux de la zone interne, de sorte qu'on pourrait considérer la lame radiale de déhiscence comme le résultat de la soudure des deux faces d'un pli. L'existence réelle de ce pli devient plus évidente quand la coupe transversale est faite vers le sommet du noyau.

Fraxinus excelsior. — Le fruit du Frêne est une samare allongée (F, fig. 16), dont l'aile coriace est échancrée au sommet. La cavité est ovoïde, et renferme ordinairement une seule graine à radicule supère. La cloison qui sépare les deux loges est molle, déplacée et souvent déchirée.

Quand le fruit mûr est humide, une légère torsion en détermine l'ouverture le long de la ligne médiane de chaque face. La plupart des fruits qui ont séjourné sur le sol présentent cette

déchirure, lorsque l'action du *Bacillus Amylobacter* s'est exercée sur les tissus superficiels.

Pour les fruits restés intacts, la germination se fait ainsi : la racine se recourbe vers la face tournée vers le bas, et perce cette face en un point situé sur la ligne médiane. Puis, la fente s'accroît le long de cette ligne, et les cotylédons se libèrent par cette fente.

Le fruit du *Fraxinus Ornus*, à ailes plus étroites, présente les mêmes particularités. Dans les Frênes, après la fécondation, la face dorsale de chaque carpelle s'accroît considérablement, formant l'aile. Une zone scléreuse à fibres longitudinales, contiguë à l'épiderme interne, s'y développe. Elle est plus épaisse le long de l'aile (3-4 assises) et s'interrompt aux bords de la cloison, qui reste parenchymateuse (F_1 , F_2).

En résumé, la déhiscence passive, à la germination, du noyau de l'*Olivier* est loculicide comme dans les fruits déhiscents de Lilas, de *Forsythia*. Dans les Frênes, la formation d'une aile coriace, due non à un repli de la paroi mais à un développement exagéré de la paroi dorsale, détermine la déhiscence passive septicide.

LABIÉES

Le fruit des Labiées se sépare, comme on sait, à la maturité, en quatre nucules ou akènes provenant chacun d'un demi-carpelle (souvent un nombre moindre, par avortement). Chaque akène renferme une seule graine.

La position de l'embryon, la constitution morphologique et la structure du fruit, et partant son mode d'ouverture à la germination, varient selon qu'on a affaire aux Labiées à style basal ou aux Labiées à style terminal.

LABIÉES à style terminal.

Description des akènes et germination. — Les akènes des *Ajuga* sont semi-ovoïdes. Leur face externe, libre, est très fortement bombée. Leur face interne (A_1 , fig. 17) (surface d'at-

tache) est ovale, surélevée au milieu en une saillie elliptique allongée creusée d'une fossette étroite (pénétration du faisceau funiculaire); elle est circonscrite par un bourrelet irrégulier. L'un des côtés de ce bourrelet représente le bord extérieur de la surface d'attache de l'akène étudié, avec son congénère du même carpelle; l'autre, le bord de la surface d'attache avec une moitié de l'autre carpelle. Le premier de ces bords est, sur la moitié de sa hauteur à partir de la base, nettement ourlé : la surface de l'ourlet est creusée d'une fente linéaire.

La cavité de l'akène est atténuée en angle vis-à-vis du

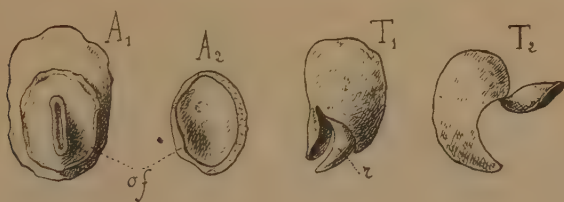


Fig. 17. — A_1 , Akène d'*Ajuga* montrant la surface d'attache, avec sur son pourtour l'ourlet fissuré of ; A_2 , opercule détaché, vu par sa face interne. T_1 , T_2 , deux akènes de *Teucrium* à des moments différents de la germination; r , radicule.

bourrelet limitant la face interne. La pointe de la radicule est placée contre l'extrémité inférieure de l'ourlet fissuré. Quand la graine germe, la poussée de la radicule soulève, à partir de la base, un opercule circonscrit par une fente qui, empruntant la fissure de l'ourlet, se continue progressivement de chaque côté en suivant les bords de la surface d'attache. La plantule se dégage facilement par l'ouverture ovale résultant de la chute de l'opercule. Les bords de celui-ci, lisses et brillants le long de l'ourlet, sont finement granuleux partout ailleurs (A_2).

Les fruits des *Teucrium* offrent des dispositions analogues, avec des variations légères : fruit plus globuleux, surface d'attache plus petite, plus arrondie... (T_1 , T_2 , fig. 17).

Dans tous ces fruits, la couche scléreuse comprend l'épiderme interne mince et plusieurs assises profondes du parenchyme carpellaire. Les éléments de celles-ci sont orientés d'une façon quelconque, mais plutôt tangentielllement. Leurs parois sont très irrégulières. Une coupe transversale de la moitié inférieure de l'akène montre que cette couche scléreuse est

réellement fendue dans toute son épaisseur le long de la ligne médiane de l'ourlet; l'épiderme interne se continue sur les deux bords de cette fente. Sur le reste du pourtour de l'opercule, les éléments scléreux sont radialement orientés, à membranes moins irrégulièrement plissées, et moins lignifiées.

Relations entre l'ouverture du fruit et avec la constitution du pistil. — Dans les Labiées à style basal, comme l'a montré M. Van Tieghem (1) « chaque carpelle reploie ses bords l'un

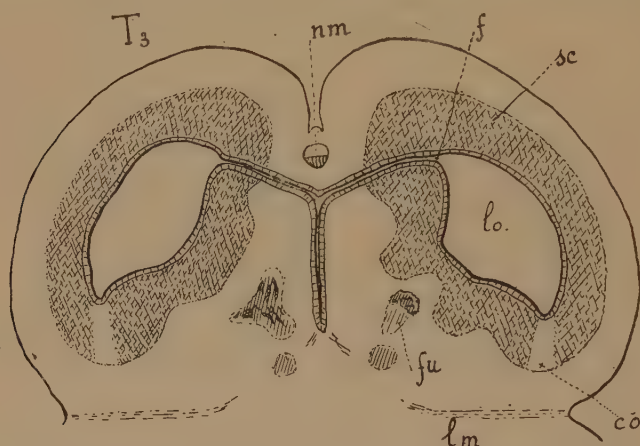


Fig. 18. — T_3 , coupe transversale vers le milieu d'un fruit de *Teucrium flavum*; un seul carpelle a été représenté; *nm*, nervure médiane du carpelle; *lo.*, logette; *f*, fissure entre le bord extrême du carpelle replié et la face interne de ce carpelle; *sc*, sclérenchyme; *fu*, faisceau funiculaire; *co*, lame radiale de cellules peu lignifiées; *lm*, lame de cellules minces permettant la séparation des akènes mûrs.

vers l'autre en dedans, jusqu'à se toucher au centre en fermant le carpelle, puis ensemble en dehors jusqu'à venir l'un et l'autre toucher côte à côte la face ventrale, à droite et à gauche de la nervure médiane restée en place... C'est à mi-hauteur, dans l'angle interne de la logette ainsi constituée, que s'attache l'ovule... » Cette structure se retrouve complètement, sur des coupes transversales faites à travers des fruits presque mûrs, dans les régions où les akènes sont unis entre eux (fig. 18). Suivant la surface de concrescence, ou du moins dans ses parties externes, les deux carpelles sont unis par une lame de cellules

(1) PH. VAN TIEGHEM, Pistil et fruit des Labiées (*Ann. des sc. nat. Bot.*, IX^e série, t. V, 1907).

minces (*lm*), aplaties, qui se déchirera facilement à maturité. Quant aux deux bords repliés d'un même carpelle, ils sont presque entièrement libres, et ne font que s'appuyer l'un à l'autre par leurs épidermes externes. Leur extrême bord est aussi en simple contact par son épiderme avec la face ventrale du carpelle. Les deux logettes communiquent ainsi l'une avec l'autre par des fentes, *f*, au moins virtuelles, que nous retrouvons dans les fruits mûrs (fente des ourlets). Les faisceaux placentaires, submarginiaux, se divisent en deux parties : l'une qui continuera verticalement et, s'unissant à ses trois semblables, passera dans le style avec les nervures dorsales, l'autre qui monte obliquement à travers la paroi de la logette, s'y dégage à mi-hauteur, et devient le funicule, *fu*.

Pendant la maturation, le développement de chaque demi-carpelle se fait, sur la face dorsale, plus rapidement que sur l'autre : elle se bombe, et déborde l'autre *sur tout son pourtour*, un peu plus vers le haut. Ce débordement détermine ainsi *sur le pourtour de la face d'attache une sorte d'écrasement, de pli, qui, empruntant la fente de la logette, s'y modelant pour ainsi dire, la continue circulairement*. La lignification de la zone scléreuse, qui se constitue pendant ce temps, commence par le milieu des deux faces de la logette, et s'irradie vers le pourtour. Les cellules de celui-ci, gênées, écrasées et orientées radialement, ont de plus une sclérification tardive et moindre (*Co*, fig. 18).

Enfin, l'écrasement de chaque carpelle croissant contre l'axe du fruit détermine peut-être encore l'aplatissement de cellules formant une lame courbe, qui, passant entre les deux branches du faisceau placentaire et sectionnant le faisceau funiculaire, raccordent les surfaces de juxtaposition des demi-carpelles. La chute des akènes se fait donc facilement par décollement de ceux-ci entre eux et avec le style, et par rupture des nervures médianes restées minces.

En résumé, chez les Labiées à style terminal, l'ouverture du fruit germant se fait par la chute, sous la poussée de la radicule, *d'un opercule ovale*, dont le détachement commence par le bas. Ce mode d'ouverture *est étroitement lié à la constitution morphologique du fruit*.

LABIÉES à style basal.

Description des akènes et germination. — L'akène du *Melissa officinalis* est en forme de tronc de pyramide allongé, triangulaire, avec deux faces latérales égales, et une face externe plus large, légèrement carénée sur sa ligne médiane (*M*, *M*₁, fig. 19). La cicatrice basilaire est triangulaire, entamant obliquement l'arête ventrale.

La radicule est infère. Elle sort en bas, en produisant deux fentes, l'une le long de l'arête ventrale, l'autre le long de la

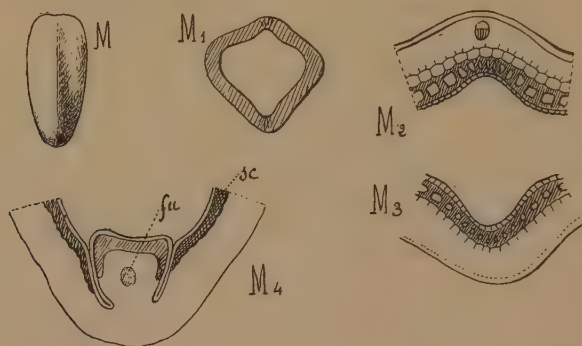


Fig. 19. — *Melissa officinalis* : *M*, akène mûr, face interne ; *M*₁, sa coupe transversale ; *M*₂, détails de structure de la ligne dorsale ; *M*₃, détails de la ligne ventrale ; *M*₄, libération du funicule à la base de cette dernière.

légère carène médiane dorsale. Les dos des cotylédons font face aux fentes.

La paroi du fruit mûr contient (1) contre l'épiderme interne une assise scléreuse à membranes fortement épaissies, surtout sur la face interne ; ces cellules, sensiblement carrées dans la majeure partie de l'assise, sont, aux endroits des fentes, plus petites et plus étroites (*M*₂, *M*₃, fig. 19).

Dans le *Brunella vulgaris*, l'akène est encore trigone (*B*, *B*₁, fig. 20). Il est terminé en bas par une pointe dure en forme de bec de plume, non recouverte de parenchyme ; la gouttière du bec entoure la base du faisceau funiculaire. Ses deux bords

(1) KRAUS, *loc. cit.*

se continuent par les angles latéraux de l'akène. Au-dessus d'elle, est un petit talon dorsal où se loge la radicule.

A la germination, la sortie de la radicule infère fait éclater le péricarpe par deux fentes longeant les arêtes latérales et se prolongeant jusqu'au milieu de l'akène. Parfois, une troisième fente, très courte, se fait le long de la ligne médiane dorsale. L'assise scléreuse, placée comme dans le *Melissa*, montre aux angles latéraux un aplatissement et une disposition en éventail resserré de ses cellules, qui partout ailleurs ont une section carrée (B_2); elles sont en même temps moins fortement lignifiées.

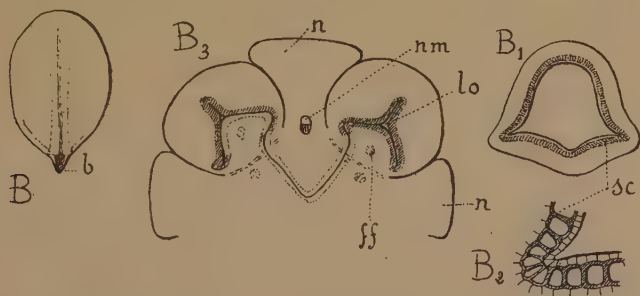


Fig. 20. — *Brunella vulgaris* : B , fruit mûr ; b , bec basilaire ; B_1 , coupe transversale au quart inférieur ; B_2 , détail de structure d'un angle de la coupe précédente ; B_3 , coupe transversale vers la base d'un demi-tétrakène jeune ; nm , nervure médiane ; n , nectaires ; lo , logettes ; ff , faisceaux funiculaires.

Dans les *Lamium* (L , fig. 21), les *Marrubium*, les *Stachys*, les *Galeopsis* (G , fig. 21), et beaucoup d'autres Labiées, les fruits sont encore nettement trigones, avec un talon basilaire plus ou moins marqué. Tous ces fruits s'ouvrent par deux fentes principales basifuges, le long des arêtes latérales (B_1 , B_2 , fig. 21). Une fente supplémentaire courte se produit parfois à la base de l'arête ventrale. La structure est la même que dans les *Brunella*.

Les *Thymus*, les *Glechoma*, les *Calamintha* (C_1 , C_2 , fig. 21) on des fruits presque globuleux, à angles visibles seulement à la base, s'effaçant complètement ailleurs. Les fentes d'ouverture d'abord régulières, deviennent plus haut des déchirures quelconques.

Relations entre l'ouverture du fruit et la constitution du pistil. — Le pistil des Labiées à style basal est constitué par

deux carpelles médians. Chacun d'eux « se replie en dehors le long de la nervure médiane, puis recourbe ses bords transversalement en dedans jusqu'à venir toucher à droite et à gauche la nervure médiane en s'y soudant ; après quoi chaque bord se prolonge un peu en dehors et librement dans la logette ainsi constituée, dont il longe la paroi » (1).

Cette organisation se retrouve entièrement à la base du

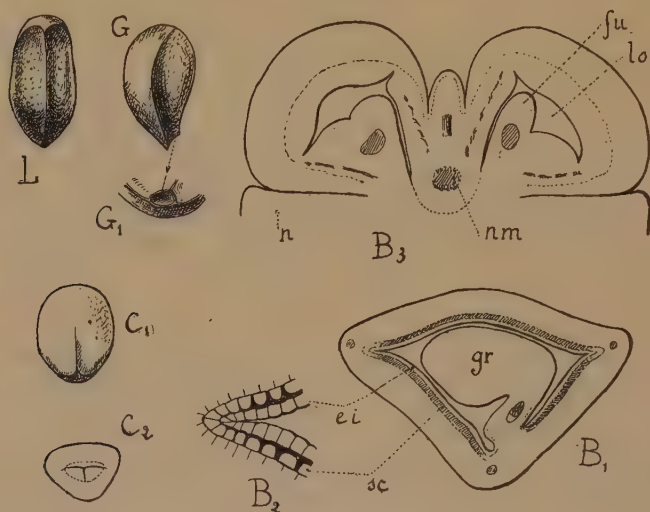


Fig. 21. — L, akène de *Lamium amplexicaule*, face interne. G, akène de *Galeopsis Tetrahit* vu de côté ; G_1 , sa base. B_1 , coupe transversale à la base d'un akène de *Ballota nigra* ; B_2 , détail de structure d'un angle : *ei*, épiderme interne ; *sc*, hypoderme scléreux ; B_3 , coupe transversale vers la base d'un demi-tétrakène jeune : *nm*, nervure médiane ; *lo*, logette ; *fu*, funicule ; *n* nectaire. C_1 , C_2 , face interne et base d'un akène de *Calamintha Acinos*.

fruit mûr, dans la région d'adhérence des carpelles. On peut y noter quelques variations principales, qui déterminent des formes de fruits et des ouvertures un peu différentes.

Dans les *Stachys*, les *Lamium*, les *Galeopsis*, les *Marrubium*, les *Ballota* (B_3 , fig. 21), les nervures médianes des deux carpelles, vers la base du fruit, viennent en contact, tandis que les bords repliés restent indépendants, d'un carpelle à l'autre. L'extrême bord assez développé ne se soude qu'un peu plus haut avec les flancs de la nervure médiane, contre lesquels il

(1) PH. VAN TIEGHEM, *loc. cit.*

s'appuie par toute sa surface externe. Les logettes ne communiquent pas. Le grand développement de la face dorsale de la logette, se faisant exclusivement vers le haut, prolonge par une sorte d'étirement, sur toute la hauteur de l'akène, trois angles de cette logette. L'un correspond à la surface d'accolement du repli marginal avec la cloison ; à la base du fruit, c'est une véritable fente, très courte. C'est un des angles latéraux. Le second correspond au reploiement du bord placentaire. C'est l'angle ventral, plus court. Le troisième, symétrique du premier, se fait par compression mutuelle des akènes : c'est le second angle latéral. *Ces trois plis se font le long de trois nervures.*

Le long de ces plis, une gêne de développement écrase les cellules scléreuses, et retarde leur sclérification.

Dans les *Brunella* (B_3 , fig. 20), le reploiement vers l'extérieur le long de la nervure médiane est moins accentué. Les deux nervures médianes ne viennent pas en contact ; les deux masses placentaires d'un même carpelle viennent au contraire se souder entre elles, ainsi qu'avec leurs semblables de l'autre carpelle. Les bords extrêmes se relèvent peu dans les logettes, qui communiquent entre elles. Ceci rappelle un peu la disposition des Labiées à style terminal. Mais l'extrême développement de la face dorsale vers le haut étirant le fruit, il s'y forme trois plis : l'un continue la fente de communication des deux logettes, qui le guide ; l'autre correspond au reploiement de l'extrême bord carpellaire : ce sont les deux plis latéraux. Le troisième se fait, par compression latérale, entre les deux précédents, c'est le pli dorsal. *Ces trois plis se font le long de trois nervures.* Il y correspond une modification de l'assise scléreuse.

Les *Salvia* et les *Phlomis* sont intermédiaires entre les deux groupes précédents. Enfin, dans le *Melissa officinalis*, l'extrême bord replié est très étroit (M_4 , fig. 19). Les deux plis qui le suivent dans les *Brunella* sont ici très rapprochés et se confondent vite pour ne former que l'arête ventrale du fruit ; trois autres plis se forment dans la paroi, pendant la maturation, le long de trois nervures. Le dorsal seul, plus accentué, est accompagné, comme le ventral, de modifications dans l'assise scléreuse.

En résumé, les akènes des Labiées à style basal s'ouvrent, à la germination, à partir de la base, *suivant des plis longitudinaux de la paroi, dont la position est en grande partie liée à la conformation morphologique des fruits*, en partie aussi à leur compression réciproque pendant la maturation.

BORRAGINÉES

Le fruit de toutes les Borraginées indigènes se brise à la maturité en quatre nucules ou akènes dont certains peuvent avorter, et renfermant chacun une graine. La conformation du fruit, la position de l'embryon, et par suite aussi le mode d'ouverture du péricarpe lors de la germination, différent chez les *Borraginées à style terminal*, et les *Borraginées à style basal*.

BORRAGINÉES à style terminal.

Description des akènes et germination. — Les akènes du *Cynoglossum officinale* ont la forme de disques ovalaires placés obliquement sur l'axe (*C*, fig. 22). Leur face extérieure est plane et couverte de soie crochues ; elle est lisse et bordée d'une collerette frangée dans les *Omphalodes*. La face tournée vers l'axe montre dans sa région centrale une aire cicatricielle allongée de haut en bas, bordée d'un léger repli saillant correspondant à un angle de la cavité. La pointe de la radicule est placée dans cet angle, contre le bord inférieur de l'ovale cicatriciel.

A la germination, la radicule croissant fait déchirer le péricarpe le long du repli ; un panneau ovale se détache ainsi incomplètement, de bas en haut : l'ouverture est donc operculaire.

La paroi du fruit (*C*₁, fig. 22), coriace plutôt que scléreuse, est constituée par un parenchyme ordinaire, compris entre deux épidermes à membranes épaissies. L'épiderme extérieur devient brusquement mince au niveau du pourtour de la cicatrice, et se continue ainsi sur le support fructifère. L'épiderme interne est formé de fibres courtes disposées en plaquettes diversement orientées (*C*₂). Le long de l'angle suivant lequel se fait la déchirure ces fibres deviennent plus étroites et s'allongent

dans la direction même de l'arête du pli (C_3). De plus, l'un des côtés du pourtour operculaire apparaît, sur la coupe transversale du fruit presque mûr, comme une fente réelle, dont les deux bords sont tapissés par l'épiderme.

L'ouverture du fruit n'est donc pas une simple déchirure utilisant des dispositions anatomiques fortuites ; elle dépend, comme nous allons le voir, de la constitution morphologique du pistil.

Relations entre l'ouverture du fruit et la constitution du

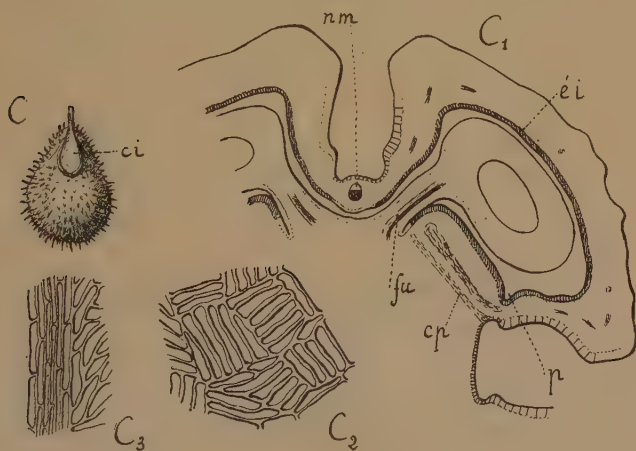


Fig. 22. — *Cynoglossum officinale* : C , fruit mûr montrant la surface cicatricielle ci ; C_1 , coupe transversale d'un demi-tétrakène jeune, montrant le mode de reploiement du carpelle : nm , nervure médiane ; $éi$, épiderme interne fibreux ; p , pli ; fu , funicule ; cp , lame de petites cellules permettant la chute de l'akène ; C_2 , épiderme interne vu à plat ; C_3 , sa modification le long du pli.

pistil. — Comme l'a montré M. Van Tieghem (1), le pistil bicarpellaire des Borraginées à style terminal rappelle, pour le mode de reploiement des carpelles, celui des Labiées à style basal. Mais ici l'ovule s'attache sur la face dorsale du bord carpellaire, et son funicule s'insinue entre ce bord et la nervure médiane, pour pénétrer dans la logette.

Chaque demi-carpelle, après la fécondation, développe sa face dorsale surtout latéralement et vers le bas, débordant sa surface d'attache, s'écrasant pour ainsi dire en disque sur elle (C_1 , fig. 22). Dans les deux logettes, leur fente de communica-

(1) PH. VAN TIEGHEM, Pistil et fruit des Labiées (*Ann. des sc. nat.*, 1907).

tion se prolonge ainsi sur tout leur pourtour par un repli ovale dont elle détermine et guide la formation, et le long duquel se produiront les variations de structure signalées plus haut. L'embryon se replie de telle façon que ses cotylédons se rabattent en dehors.

Cette sorte d'écrasement du demi-carpelle retentit probablement encore sur la zone d'attache du fruit : une lame de cellules minces, *cp*, fend en deux parties le bord replié du carpelle, passant en dehors du faisceau placentaire et sectionnant la base du funicule. Son déchirement facile à maturité, et la rupture de la nervure médiane carpellaire restée mince, déterminent la chute de l'akène, qui n'emporte que la moitié interne de l'épaisseur du bord placentaire. La moitié externe forme, dans le prolongement du pédicelle, avec ses trois congénères, auxquelles elle reste soudée, le faux axe où semblaient attachés les quatre akènes.

BORRAGINÉES à style basal.

Description des akènes et germination. Première série. — L'akène de la Pulmonaire (*Pulmonaria angustifolia*) (*P*, *P*₁, fig. 23) est ovoïde, aplati suivant un plan méridien radial; une arête étroite, tranchante, suit le bord aplati et forme un bec au sommet; elle correspond à un angle de la logette. Au bas, un rétrécissement suivi d'une collerette mince constitue un pied circulaire, creux en dessous, et rempli, au moment de la chute, d'un tissu mou.

La pointe de la radicule logée dans le bec fait, à la germination, fendre celui-ci. L'ouverture du péricarpe se continue ensuite régulièrement le long de l'arête interne, jusqu'au bourrelet inférieur, et en même temps le long de l'arête dorsale, jusqu'aux deux tiers. La plantule se libère ainsi facilement.

Pour les genres *Borrago* (*B*, fig. 23), *Anchusa*, *Symphytum* (*S*, fig. 23), des remarques analogues peuvent être faites, mais l'arête extérieure est déplacée latéralement. Dans le *Lycopsis arvensis*, le fruit s'infléchit en même temps sur sa base (*L*). Dans les *Myosotis* (*M*), l'akène est trigone, légèrement bombé sur ses faces, avec deux angles latéraux le long desquels se fait

l'ouverture. Dans tous les cas précédents, la paroi du fruit (P_2 , S_2) comprend un épiderme externe à cellules allongées en colonnettes perpendiculairement à la surface; les membranes en sont épaisses, sinueuses, silicifiées, — puis une couche assez épaisse de parenchyme renfermant les faisceaux, en grande partie écrasée à maturité. Le long des deux angles d'ouverture, les cellules épidermiques sont plus étroites, leurs membranes



Fig. 23. — *Pulmonaria angustifolia* : P , akène mûr ; P_1 , coupe transversale au sommet ; P_2 , détail d'un angle. *Symphytum officinale* : S , S_1 , S_2 , mêmes observations. *Borrago officinalis* : B , akène ouvert. *Lycopsis arvensis* : L , akène mûr, avec son pli oblique ; L_1 , coupe transversale. *Myosotis palustris* : M , akène mûr, à deux angles latéraux.

sont moins épaisses, moins tortueuses, la lignification en est plus tardive que pour les cellules voisines.

Deuxième série. — Les akènes (L_1 , fig. 24) du *Lithospermum officinale* sont ovoïdes, lisses, très durs, atténués en pointe au sommet. La face interne montre une carène médiane peu marquée, creusée d'un sillon linéaire médian. La pointe de la radicule, logée dans le sommet, le fait fendre à la germination ; puis le péricarpe s'ouvre en deux valves, la fente du sommet se continuant nettement le long du sillon linéaire ventral, et le long de la ligne médiane dorsale où rien ne la fait présager.

Les akènes du *Lithospermum arvense* ont une surface plus irrégulière. La face ventrale porte une forte carène médiane sillonnée ; la face dorsale en porte une moins nette, flanquée

à droite et à gauche de deux plis un peu granuleux. Les fentes de déhiscence se produisent comme dans le cas précédent.

La Vipérine (*Echium vulgare*) a des akènes (*E*, fig. 24) assez semblables à ceux de l'espèce précédente. L'ouverture s'y fait de la même façon, mais les deux valves du péricarpe ne se détachent pas complètement l'une de l'autre.

La structure du péricarpe du *Lithospermum officinale*, étudiée par Kraus, est différente de celle indiquée pour les Borraginées de la première série : je l'ai trouvée également dans le *L. arvense* et la Vipérine. Ici, la couche dure du fruit mûr comprend

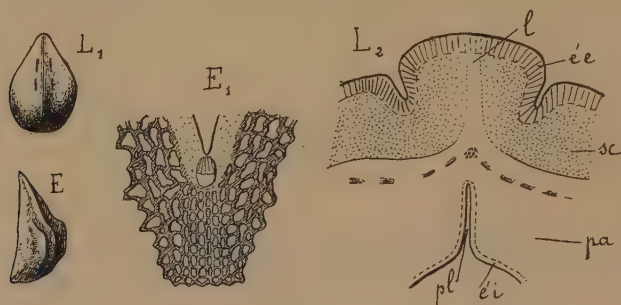


Fig. 24. — *Lithospermum officinale*: *L*₁, fruit mûr, face interne montrant le sillon de déhiscence; *L*₂ coupe transversale passant vers le milieu du fruit: *ee*, *ei*, épiderme externe et interne; *sc*, sclérenchyme; *pa*, parenchyme; *l*, lame à sclérification tardive, située dans le prolongement du pli, *pl*. *Echium vulgare*: *E*, fruit mûr; *E*₁, coupe transversale, en haut du fruit, de la carène dorsale.

non seulement l'épiderme, mais encore plusieurs assises du parenchyme sous-jacent, dont les membranes cellulaires, irrégulièrement épaissies, sont lignifiées et silicifiées. Tandis que les cellules hypodermiques sont, dans le reste de la couche, disposées de façon irrégulière, mais plus généralement aplaties tangentiellement, elles sont, dans les régions fissiles, et surtout la région ventrale, aplaties et orientées dans le sens radial (*E*₁, fig. 24). Les cellules épidermiques y sont aussi plus petites et plus plates. De plus, la sclérification, particulièrement le long de la ligne ventrale d'ouverture, y est plus tardive et moins poussée. Il est important de faire remarquer que le funicule de la graine s'enfonce obliquement, depuis la base du fruit, à travers le péricarpe de la ligne médiane ventrale. Il ne devient libre que plus haut dans la logette, où se voit très nettement,

continuant en quelque sorte son couloir, un angle étroit de celle-ci (L_2 , fig. 24).

Relations entre l'ouverture et la constitution morphologique du fruit. — Le pistil des Borraginées à style basal est constitué comme celui des Borraginées à style terminal, mais l'ovule est attaché au bas au lieu de l'être vers le haut (1).

L'accroissement de la face dorsale de chaque demi-carpelle se fait exclusivement vers le haut, un point de cette face devenant ainsi le sommet de l'akène. La fente de communication entre les logettes, par laquelle passe le funicule, est pour ainsi dire continuée sur cette face dorsale par un pli qui se modèle sur elle, et qui longe toute cette face en passant par le sommet. Des variations secondaires se montrent dans la position de ce pli, dans la production de plis accessoires et dans le nombre des couches sclérifiées.

Chaque akène ne reste adhérent au corps fructifère commun que par une étroite base. La lignification, qui se fait en direction générale basipète, s'arrête au-dessus de cette base.

Conclusions relatives aux Borraginées. — En résumé, dans les Borraginées à style terminal, l'ouverture des akènes lors de la germination se fait par détachement d'un opercule ovale dont le bord entoure la cicatrice d'attache; dans les Borraginées à style basal, elle se fait à partir du sommet du fruit le long d'une carène plus ou moins apparente qui, à cheval sur ce sommet, descend sur les deux faces.

Dans les deux cas, la ligne d'ouverture correspond à un pli qui pour une petite partie emprunte une réelle fente morphologique carpellaire, et pour sa majeure partie est le prolongement de cette fente, sur laquelle il s'est pour ainsi dire modelé.

HÉLIOTROPIACÉES

Description des fruits et germination. — Dans les Héliotropes (*Heliotropium europæum*, *H. peruvianum*) le fruit, comme celui des Borraginées, est constitué par quatre akènes plus ou

(1) PH. VAN TIEGHEM, *loc. cit.*

moins développés, et dérivant chacun d'un demi-carpelle. La face externe de chaque akène (H , fig. 25), est bombée, irrégulièrement bosselée-ridée. La face tournée vers l'axe montre une large cicatrice d'attache ovale, limitée par un bourrelet peu saillant. Vers l'extrémité supérieure de la cicatrice se trouve le trou d'entrée du faisceau funiculaire. La pointe de la radicule est placée contre le bord inférieur de la région cicatricielle. A la germination, sa poussée produit à ce point une fissure qui se

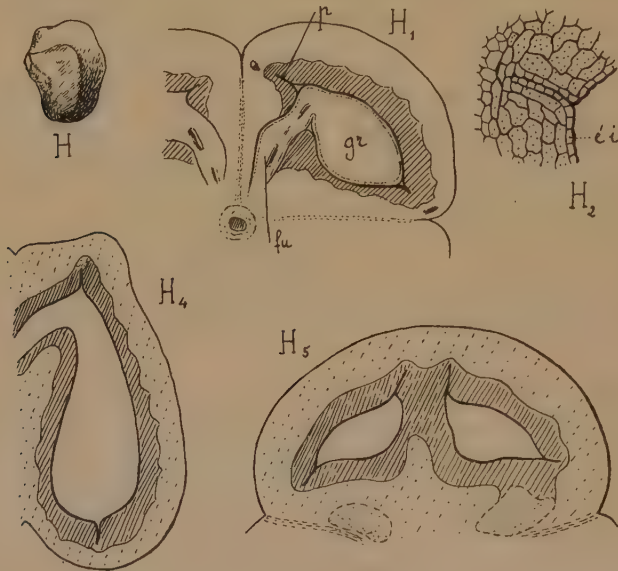


Fig. 25. — H , Akène d'*Heliotropium peruvianum*; H_1 coupe transversale, vers son milieu, d'un akène à demi mûr : gr , graine ; fu , funicule ; p , pli circulaire de la zone scléreuse ; H_2 , détail de structure du pli. H_4 , coupe longitudinale, H_5 , coupe transversale de fruits de *Tournefortia heliotropioides*.

continue tout le long du pourtour de la cicatrice, et détache ainsi complètement un opercule qui permet le déploiement de l'embryon.

La structure du péricarpe, très différente de celle que l'on observe chez les Borraginées, rappelle celle que nous avons décrite pour les Labiées à style terminal. Le sclérocarme est constitué ici par l'épiderme interne à cellules aplaties et par un certain nombre d'assises de parenchyme contiguës à l'épiderme interne, dont les cellules, à membranes fortement

épaissies et lignifiées, ont des replis internes anfractueux. Ces cellules sont à peu près isodiamétriques. La cavité de l'akène forme en face du pourtour de la surface cicatricielle un angle net (H_1 , fig. 25). Au fond de cet angle, les cellules de la couche scléreuse changent de forme et d'orientation : elles s'allongent dans un sens radial, formant ainsi une lame (H_2) dont les cellules médianes, plus étroites, paraissent même continuer, sur les deux tiers de l'épaisseur du sclérocarpe, l'épiderme interne dont elles ne sont qu'un repli. Les cellules qui entourent ce repli épidermique sont plus régulières, à membranes moins épaisses, moins anfractueuses. Dans le *Tournefortia heliotropioides* la même structure s'observe, mais les quatre akènes, inégalement développés, sont soudés entre eux par leurs couches scléreuses, et restent unis à maturité. (H_1 , H_5 , fig. 25).

L'explication de ces dispositions structurales, qui rappellent beaucoup au premier abord celles des Labiées Ajugées, semble devoir être cherchée dans le développement du fruit, plutôt que dans sa constitution morphologique qui rappelle un peu celle des Labiées à style basal (1).

Chaque demi-carpelle s'accroît surtout beaucoup, après la fécondation, sur sa face dorsale qui déborde de toute part la surface d'attache, notamment vers le bas (H_1 , H_4 , fig. 25). Il en résulte un aplatissement du fruit, dont la cavité est d'abord très étroite, ses deux faces venant en contact sur tout leur pourtour. Puis, le développement de la graine fait croître cette cavité, en dépliant plus ou moins le sinus périphérique. La sclérification, qui commence vers le centre des deux faces, ne gagne qu'en dernier lieu le pourtour.

VERBÉNACÉES

Je n'ai étudié dans cette famille que les fruits du genre *Verbena* (*Verbena officinalis* et Verveines hybrides des fleuristes).

Germmination. — Dans les Verveines, le fruit est un tétrakène. A la maturité, les quatre parties du fruit, que limitent des sillons longitudinaux peu profonds, se détachent facilement l'une de

(1) PH. VAN TIEGHEM, Pistil des Labiées (*Ann. des sc. nat.*, 1907).

l'autre. Chaque akène (V, fig. 26) est sub-cylindrique et renferme une graine à radicule infère. La face externe, convexe, est couverte de rides transversales dues à la dessiccation, marquées elles-mêmes de petits tubercules en rangées longitudinales irrégulières. La face interne forme une plage lisse, bombée au milieu, dépassée sur ses côtés par les bords saillants, rejoints en haut, de la face externe. La base du fruit est déprimée en cupule irrégulière.

La radicule sort au milieu de la dépression basilaire. Puis, sous la pression due à la graine, une fente se produit le long de chacun des bords de la surface lisse, et se prolonge vers le

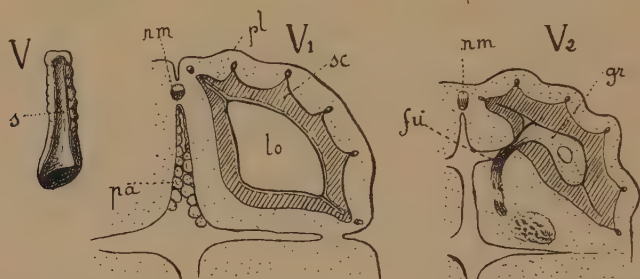


Fig. 26. — V, akène de Verveine des fleuristes vu par sa face d'adhérence *s*. V₁, coupe d'un tétrakène de *Verbena officinalis*, passant vers le milieu : *nm*, nervure médiane d'un carpelle ; *lo*, logette ; *pl*, pli de la couche scléreuse *sc* ; *pa*, cellules papilleuses de l'épiderme externe ; V₂, coupe pratiquée vers la base d'un tétrakène.

sommet jusqu'au milieu du fruit. L'embryon se libère ainsi complètement du péricarpe.

Dispositions structurales favorisant l'ouverture. — Une coupe transversale, faite au-dessous du milieu du fruit total à demi-maturité, montre que les quatre akènes adhèrent entre eux, jusque près du sommet, par d'étroites bandes périphériques correspondant aux rebords qui circonscrivent la plage lisse signalée plus haut (V₁, fig. 26). Celle-ci est, jusque près de la base, libre de toute adhérence avec ses congénères : elle est recouverte par un épiderme à cellules papilleuses qui ne se retrouvent pas sur la face externe. Sous l'épiderme viennent quelques assises de parenchyme renfermant les faisceaux localisés dans la paroi externe. Au-dessous, la zone scléreuse comprend 3-4 assises de cellules un peu aplaties tangentiellement :

elle envoie en face des faisceaux des saillies aiguës, particulièrement aux deux angles latéraux.

La loge de chaque akène, sensiblement ovale à grand axe transversal, est tapissée par un épiderme interne sclérifié, aplati. Ses angles sont prolongés, à travers presque toute l'épaisseur de la zone scléreuse, par une double lame de cellules plates se dirigeant vers les nervures des angles latéraux. Il semble qu'il y ait en ces endroits un pli (V_1 , *pl.*, fig. 26) dont les deux faces internes viennent en contact ; au fond de ce pli, les cellules de la zone scléreuse s'orientent radialement, en éventail. C'est le long de ces angles que se produit, à la germination, l'ouverture du péricarpe.

Déterminisme morphologique de l'ouverture. — M. Van Tieghem (1) a décrit le pistil des *Verbena*. Il est à deux carpelles médians, concrescents dans toute leur longueur ; « chacun d'eux reploie ses bords en dedans, jusqu'à venir toucher ensemble la nervure médiane demeurée en place. En se ployant en dedans, pour former la cloison, les bords des deux carpelles ne sont concrescents que sur une étroite bande périphérique. L'ovule s'attache, à la base du carpelle, à quelque distance de l'extrême bord, vis-à-vis d'une méristèle située dans l'angle interne de la logette, mais sur la face dorsale ».

Cette disposition morphologique se retrouve complètement à la base du fruit (V_2 , fig. 26). Un peu plus haut, par suite d'un grand développement de chaque carpelle dans le sens tangentiel, après la fécondation, tout se passe comme si la logette s'écrasait sur l'axe du fruit, ses parois se ployant le long de deux nervures situées l'une près de la nervure médiane, l'autre au pli carpellaire signalé par M. Van Tieghem. Les deux plis que nous avons indiqués, le long desquels se font les fentes d'ouverture, proviennent de cette sorte d'écrasement par débordement.

La croissance de chaque demi-carpelle se faisant rapidement aussi dans le sens vertical, chaque logette se développe au-dessus des cloisons, tout en conservant ses plis dans toute sa longueur, et ne se lie avec ses voisines que sur une étroite bande épidermique.

(1) PH. VAN TIEGHEM, *loc. cit.*

Enfin, la sclérification est basipète. Elle s'arrête à la région placentaire, qui correspond à la cavité cupuliforme de la base de l'akène, et qui par sa dessiccation à maturité se déchire et permet la chute des quatre fruits particuliers. De plus, la lignification des angles est tardive.

Comparaison entre les Labiées, les Verbénacées, les Borraginées et les Héliotropiacées. — Dans les espèces européennes de ces quatre familles, le fruit est un tétrakène provenant d'un ovaire bicarpellé. Au point de vue de la déhiscence passive lors de la germination, les akènes peuvent être groupés en deux catégories.

Dans les *Labiées à style basal* et les *Borraginées à style basal*, la déhiscence est longitudinale, basifuge dans les premières, basipète dans les secondes. Dans ces deux groupes, la face dorsale de l'akène s'est démesurément développée vers le haut, et les fentes de déhiscence sont en corrélation avec la conformation, d'ailleurs différente, du pistil. C'est un premier cas de convergence.

Dans les *Labiées à style terminal*, les *Borraginées à style terminal*, les *Verbénées*, les *Héliotropiacées*, la déhiscence est operculaire et basifuge. Dans les *Verveines*, la surface de contact des quatre akènes s'est accrue en même temps que la face dorsale, et presque autant qu'elle; l'opercule est très allongé et ne se détache que partiellement. Dans les trois autres groupes, la face dorsale croissante a débordé sur tout son pourtour la surface d'adhérence: l'opercule est ovale et se détache totalement ou presque. Sauf chez les *Héliotropes*, le pli qui entoure l'opercule n'est que le prolongement d'une fente morphologique qui a guidé sa formation. L'organisation du pistil est, d'ailleurs, différente dans les trois groupes: c'est un second cas de convergence.

OMBELLIFÈRES

Germination des fruits. — Le fruit des Ombellifères dérive d'un ovaire infère à deux carpelles clos, concrescents. Il se divise à maturité, comme on sait, en deux akènes ou *méri-*

carpes correspondant aux deux carpelles, et dont la séparation a été étudiée, notamment, par M. Leclerc du Sablon (1).

Diversement orné sur sa face externe, chaque méricarpe présente toujours sur sa face commissurale une gouttière médiane, logement de la masse fasciculaire placentaire qui, détachée, devient le *carpophore* des méricarpes séparés ; sa loge renferme une graine à radicule supère.

Lors de la germination, la pointe de la radicule sort, dans presque tous les cas que j'ai observés, en un point de la gouttière médiane commissurale situé juste au-dessous du disque

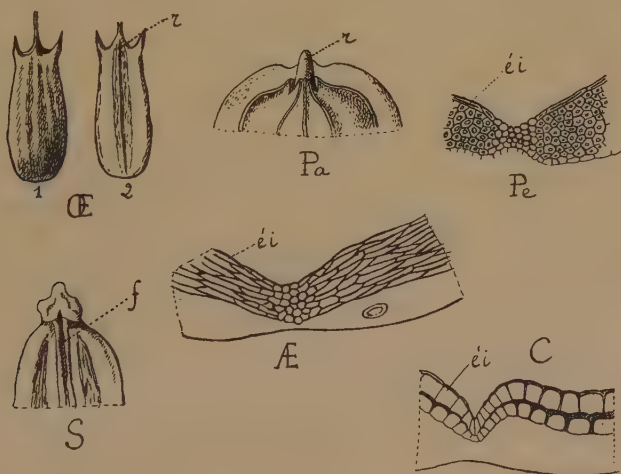


Fig. 27. — OE, akène d'*Oenanthe crocata* : 1, face dorsale ; 2, face commissurale ; *r*, place de la radicule. S, akène de *Silaus pratense*, partie supérieure de la face commissurale : *f*, fente d'ouverture. Pa, akène germant de *Pastinaca*, partie supérieure de la face dorsale : *r* radicule. Pe, Aë, C, coupes de la région médio-commissurale des akènes de *Peucedanum*, *Aethusa*, *Conium*.

nectarifère qui couronne le fruit (OE, fig. 27). Puis, dans la grande majorité des cas, la ligne médiane commissurale se fend (S, fig. 27) dans toute sa longueur, livrant passage à l'un des cotylédons (*Buplevrum*, *Chærophyllum*, *Anthriscus*, *Smyrniun*, *Silaus*, *Oenanthe*, *Aethusa*, *Petroselinum*, *Peucedanum*, *Heracleum*...). En même temps, diverses déchirures accessoires peuvent se produire entre les côtes de la face dorsale (*Oenanthe*, *Chærophyllum*, *Smyrniun*), ou sur la face commis-

(1) Loc. cit.

surale (*Heracleum...*) pour la sortie du second cotylédon.

Dans les *Fœniculum*, les *Eryngium* et certains *Angelica*, la fente commissurale ne se prolonge pas vers le bas; les cotylédons sortent du péricarpe en s'étirant par un étroit orifice. Dans les *Pastinaca*, l'embryon se libère par des déchirures, entre les côtes dorsales (*Pa*, fig. 27).

Variations structurales expliquant les différences d'ouverture. — Des coupes transversales pratiquées à différents niveaux nous montreront les raisons de ces variations.

Au sommet du fruit, les deux cavités carpellaires communiquent entre elles: elles ne se referment complètement qu'un peu au-dessous. *Chaque méricarpe mûr est donc réellement fendu au sommet de la ligne médiane commissurale*: la sortie de la pointe radiculaire se fait là sans aucun effort.

Dans la plupart des genres, une zone scléreuse se développe dans la paroi du fruit. Elle ne me paraît pas avoir été décrite jusqu'ici d'une façon explicite. Dans la majorité des cas, elle est constituée par l'épiderme interne doublé extérieurement d'une couche de quelques assises de fibres à direction équatoriale. Le long de la ligne de fermeture du carpelle, c'est-à-dire à la région médio-commissurale, ces fibres deviennent longitudinales, et se sclérifient tardivement, dans les genres à ouverture ventrale totale (*Æthusa*, *Silaus*, *Petroselinum*,...) (*Pe*, *Æ*, fig. 27). Dans les *Fœniculum*, les *Eryngium*, les *Angelica*, qui ne s'ouvrent qu'au sommet, la soudure marginale est plus intime; la zone à fibres équatoriales est, à partir d'une toute petite distance du sommet, parfaitement continue. Les akènes des *Heracleum* sont très aplatis; le pourtour, très comprimé, y présente un pli de la zone scléreuse où la cavité se prolonge en un sinus très aigu; les éléments scléreux prennent là une orientation radiale qui favorise la déchirure.

L'akène des *Pastinaca*, dont la zone scléreuse est immédiatement continue sur la face commissurale, ne s'ouvre que le long des canaux sécréteurs dorsaux, en partie enfoncés dans la zone scléreuse ainsi localement amincie, disposition qui s'observe dans plusieurs des genres précédemment cités.

Dans le *Conium maculatum*, la zone scléreuse se compose, en plus de l'épiderme interne à cellules peu lignifiées, de l'assise

contiguë du parenchyme, dont les cellules sont épaissies en U ouvert vers l'extérieur ; à la ligne commissurale, il y a amincissement de ces deux assises, avec sclérification moindre (C, fig. 27).

Enfin, dans l'*Ænanthe crocata* et d'autres *Ænanthe*, outre l'épiderme interne sclérifié, se trouve une zone scléreuse développée en dehors du cercle des canaux oléifères ; ces deux zones viennent en contact à la ligne suturale, et y présentent les modifications de structure favorables déjà citées.

Conclusions relatives aux Ombellifères. — En résumé, à la germination, les akènes des Ombellifères s'ouvrent le long de la ligne d'accolement des bords carpellaires : la *déhiscence passive est suturale*, (complète ou incomplète).

À cette place, la structure présente généralement des modifications favorables. Des déchirures supplémentaires, plus ou moins bien déterminées anatomiquement, peuvent s'ajouter à l'ouverture normale. Il est bon de remarquer que la séparation des méricarpes est déjà une vraie déhiscence septicide.

CORNACÉES

Genre *Cornus*.

Description du noyau et germination. — Le fruit des Cornouillers dérive, comme celui des Ombellifères, très voisines, d'un ovaire infère à deux carpelles fermés concrescents. C'est une drupe dont le noyau osseux contient deux loges ordinairement inégales, à section demi-circulaire ou ovale, séparées par une cloison dure. La plus petite loge est souvent stérile : la plus grande renferme seule alors un embryon droit à radicule supère (2 et 7, fig. 28).

Le noyau (Cm_1 , fig. 28) du *Cornus mas* est ovoïde allongé. Les lignes médianes des carpelles sont indiquées à sa surface par deux légères saillies longitudinales diamétralement opposées qui s'atténuent au sommet et s'y dépriment, en se réunissant, en une gouttière transversale. À droite et à gauche de la ligne médiane de la loge, deux crêtes blanchâtres, rugueuses, partent

du voisinage du sommet, où elles se raccordent, descendent longitudinalement jusqu'au tiers inférieur du noyau, où elles s'effacent et disparaissent. A ces crêtes externes correspondent des angles de la cavité interne.

Dans le *C. sanguinea* et le *C. alba*, dont les noyaux sont subglobuleux, cette disposition est moins nette. Les angles internes des loges sont plus rapprochés de la cloison, et se traduisent à

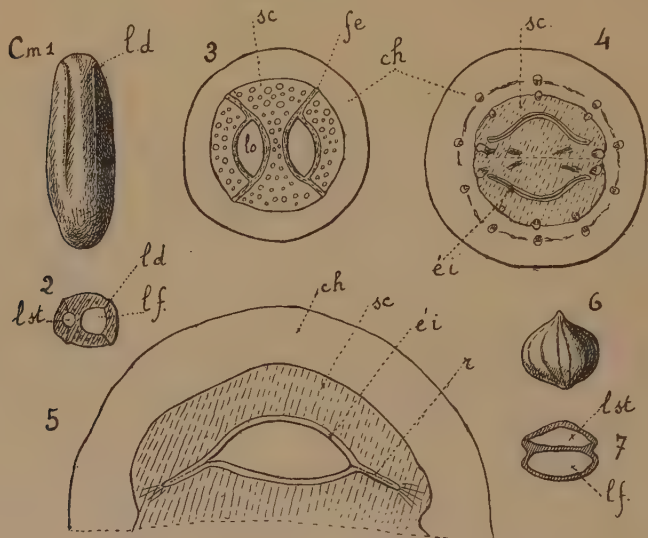


Fig. 28. — *Cm1*, noyau de *Cornus mas* : *ld*, lignes saillantes suivant lesquelles se fait l'ouverture des loges. 2, coupe transversale du même noyau : *lst*, loge stérile ; *lf*, loge fertile. 3, coupe transversale passant au tiers supérieur d'un fruit à demi mûr de *Cornus mas* : *lo*, loges ; *fe*, fibres internes à direction équatoriale ; *sc*, sclérenchyme alvéolé ; *ch*, chair. 4, coupe transversale vers le sommet d'un fruit jeune de *Cornus sanguinea* : *ei*, double lame épidermique. 5, coupe transversale pratiquée vers le milieu du même fruit : *r*, repli circulaire. 6, fruit de *Cornus alba* ; 7, coupe transversale du même.

l'extérieur par deux bourrelets semi-circulaires rapprochés, parallèles au bord de la cloison (6 et 7, fig. 28).

A la germination, chez les trois espèces, le noyau se fend depuis le sommet le long des saillies externes, c'est-à-dire le long des angles des loges. Un opercule se détache ainsi, nettement en haut, plus irrégulièrement à la base, et la plantule se dégage totalement du noyau.

Dispositions structurales favorisant l'ouverture. — Une coupe transversale (3, fig. 28) faite vers le tiers supérieur du noyau

presque mûr de *Cornus mas* montre le contour ovale des loges, atténué en angles aux deux bouts. La paroi est formée d'une zone de fibres équatoriales, entourée d'un tissu scléreux à larges éléments canaliculés, creusé de cavités simulant des lacunes aérifères arrondies. De chaque angle part une lame, *fe*, de tissu à caractères nettement distincts, qui traverse l'épaisseur du noyau, pour aboutir aux arêtes superficielles; elle semble prolonger, à travers le tissu scléreux, le revêtement interne fibreux des loges; cette lame est formée d'éléments fibreux, tous allongés dans son plan même. La lignification de ces éléments est moins poussée que celle des fibres de la zone de revêtement. Chaque loge présente ainsi deux lames de faible résistance qui traversent toute l'épaisseur de sa paroi scléreuse, et qui se rejoignent un peu au-dessous du sommet du noyau.

Origine des lames de déhiscence. — Dans une coupe transversale (4, fig. 28) faite au-dessous du sommet d'un fruit très jeune, on voit que chaque carpelle est replié en dedans le long d'une nervure située à une certaine distance de chacun de ses deux bords; ceux-ci viennent en contact au centre du pistil et s'y soudent. Les deux bords ainsi repliés et soudés sont concrescents dans toute leur longueur avec la partie correspondante de l'autre carpelle, ce qui forme la cloison. La partie médiane des carpelles est exactement appliquée contre cette cloison, de sorte que la cavité du fruit est réduite à une simple fente, qui se traduit sur la coupe par une ligne arquée bordée par un épiderme interne très reconnaissable, *ei*, entouré lui-même par le parenchyme carpellaire d'où dérivera le noyau. Le futur noyau est entouré par le cercle des faisceaux carpellaires, qui y sont même un peu enchâssés.

Vers la base du jeune fruit, autour de la graine en développement, une cavité ovoïde s'accroît, qui écarte peu à peu les deux faces de la paroi. Ce mouvement progressif d'écartement se fait de bas en haut; la loge arrondit ainsi complètement son pourtour à la base même du fruit, mais dans les deux tiers supérieurs les deux plis latéraux ne se déploient pas totalement (5, fig. 28).

Pendant la maturation, la couche karyogène se divise, dans

le *C. mas*, en deux zones. Les cellules de la zone interne contiguës à l'épiderme interne s'allongent tangentiellement; celles de la zone externe restent isodiamétriques. Quelques cellules, disséminées çà et là, de cette zone externe, grossissent beaucoup : elles deviendront, comme l'a montré Lampe (1), les fausses cavités aérifères signalées plus haut, pendant que les autres donneront du sclérenchyme ordinaire, à membranes canaliculées. Les cellules allongées de la zone interne, y compris l'épiderme, deviennent des fibres. Leur sclérification commence au milieu de chaque face de la loge; elle ne gagne que lentement les angles, et particulièrement leurs prolongements laminaires, dont les deux faces adhèrent. Les cellules de la zone externe placées contre le fond de ces sinus, orientées elles-mêmes en éventail resserré, par le reploiement carpellaire, se sclérifient en dernier lieu. Ces zones ployées, par la persistance plus grande de leur plasticité, permettent l'accroissement en diamètre du fruit et de la graine.

Dans les *C. sanguinea* et *C. alba*, la différenciation du noyau en deux zones ne se fait pas, ou bien est peu marquée.

Conclusions relatives aux Cornées. — En résumé, les loges du noyau des *Cornus* s'ouvrent, à la germination, par la chute d'un opercule circonscrit par deux plis formés à quelque distance des deux bords carpellaires le long de deux nervures. Ces plis sont en grande partie conservés dans le fruit mûr, et sont en outre marqués par une orientation spéciale des éléments du péricarpe, ainsi que par une sclérification plus tardive et moins poussée.

RENONCULACÉES

Les Renonculacées appartenant aux tribus des Clématitées, des Anémonées et des Renonculées ont pour fruit un polyakène. Chaque akène contient une seule graine, dont la radicule est, suivant les tribus, supère ou infère.

(1) PAUL LAMPE, Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung Saftiger Früchte (*Zeitschr. für die gesamm. Naturwissenschaften*, LIX, 1886).

Tribu des CLÉMATITÉES

Germination. — L'akène est fusiforme dans le *Clematis Vitalba* (C, fig. 29), aplati et bordé d'un bourrelet dans le *Cl. recta* et le *Cl. Flammula*. Chez ces trois espèces, il est prolongé au sommet par un style très développé, plumeux, montrant sur sa face ventrale une étroite gouttière médiane. La radicule de l'embryon est supère. A la germination, sa croissance fait fendre la base du style, d'abord du côté ventral, puis du côté dorsal. Les deux fentes se prolongent ensuite le long de la ligne suturale et de la nervure dorsale, et l'embryon se dégage ainsi complètement du péricarpe (C₂, fig. 29).

Structure du fruit. — La couche scléreuse du fruit est exclusivement formée de l'épiderme interne, dont les cellules sont allongées en fibres méridiennes à parois épaisses. Dans le *Cl. Vitalba*, la croissance transversale du fruit dissocie même cette assise, qui paraît discontinue en coupe transversale.

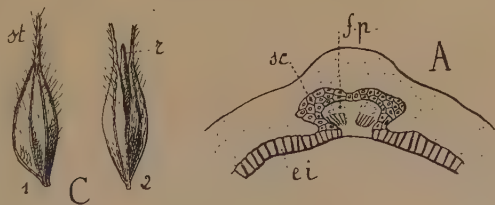


Fig. 29. — C : 1, akène de *Clematis Vitalba* vu de côté, le style *st*, est incomplet ; 2, le même akène, germant, vu par le bord sutural ; *r*, radicule. A, coupe transversale du bord sutural de l'akène d'*Akemone nemorosa* : *sp*, faisceaux placentaires ; *sc*, anneau scléreux qui les entoure ; *ei*, épiderme interne.

Au sommet du fruit, la suture ventrale est nettement visible, les deux épidermes de bordure des carpelles sont distincts ; mais elle s'efface complètement un peu plus bas, la soudure des bords carpellaires devient intime. L'épiderme interne, devenu alors continu, se sclérifie peu en face des faisceaux placentaires accolés, autour desquels se constitue un étui scléreux incomplet, mince en son milieu, raccordé en apparence par ses bords avec l'assise des fibres épidermiques, aux deux endroits où cesse leur lignification (A, fig. 29). Autour de la nervure dorsale, une disposition analogue se produit.

Dans le *Cl. Flammula* et le *Cl. recta*, les étuis scléreux sont flanqués de chaque côté d'un massif de grosses cellules

ponctuées, faiblement épaissies et lignifiées, seulement indiqué dans le *Cl. Vitalba*. Cette structure le long des lignes ventrale et dorsale favorise donc la déhiscence à la germination.

Tribu des ANÉMONEES

Les akènes des Anémones sont fusiformes avec un style long et plumeux (*Anemone Pulsatilla*), ou ovoïdes à style court, en pointe (*A. nemorosa*, *A. ranunculoides*...). Ils ne contiennent qu'une seule graine à radicule supère.

Le péricarpe de l'akène germant s'ouvre au sommet, par deux fentes qui s'étendent également vite le long des deux bords dorsal et ventral. La structure du fruit est très semblable à celle des akènes des Clématites (*A*, fig. 29).

Les fruits des *Thalictrum* sont ovoïdes avec des côtes sail-lantes (*T. flavum*, *T. medium*...) ou même développées en ailes (*T. aquilegifolium*). Rien à l'extérieur n'indique *a priori* les lignes d'ouverture. Le fruit germant s'ouvre, sous la base persistante du style, par des déchirures qui se produisent, sans régularité, dans les intervalles des côtes. La paroi du fruit mûr comporte un épiderme interne à fibres longitudinales épaissies, sur la coupe, en U ouvert au dehors. Les faisceaux conducteurs, flanqués au dehors d'un cordon de fibres, sont noyés dans un parenchyme à grosses cellules ponctuées, continu, moins épais entre les faisceaux. Ni le long de la ligne dorsale, ni le long de la ligne ventrale, on ne voit d'indication d'ouverture possible.

Les akènes des *Adonis* sont vaguement triquètres. La couche externe du péricarpe, parenchymateuse, se détruit très vite sur le sol. Il reste une sorte de noyau osseux, à surface rugueuse ; sa ligne suturale est très visible, sa ligne médiane dorsale forme une carène assez aiguë, surtout vers le sommet. Il s'ouvre à la germination, depuis le sommet, par une fente ventrale à bords nets, comme décollés, et une fente dorsale à bords granuleux.

La couche scléreuse se compose, comme l'a décrit Lonay (1),

(1) LONAY, Structure du péricarpe chez les Renonculacées (*Mém. de la Soc. des Sciences, Liège*, 1901).

de 5 assises de cellules sclérifiées, et d'un épiderme interne à parois cellulaires lignifiées, à éléments plus ou moins allongés transversalement. La suture ventrale, très nette, est bordée par une double rangée de cellules épidermiques allongées en fibres longitudinales, à lumières très réduites. Son décollement est donc facile. Le long de la nervure dorsale, les cellules de l'épiderme interne changent aussi de direction : elles deviennent longitudinales ; les cellules scléreuses externes deviennent, à cette place, un paquet d'étroites fibres longitudinales, dans lequel est en partie enfoncée la nervure médiane. Cette variation d'orientation et de structure doit être imputée à la formation d'un pli médian du carpelle, très net dans le fruit jeune, effacé peu à peu grâce au développement de la graine, dans la majeure partie du fruit mûrissant, mais persistant à son sommet.

Tribu des RENONCULÉES

Dans beaucoup d'espèces (*Ranunculus acris*, *R. Lingua*, *R. repens*, *R. aquatilis*...), l'akène des Renoncules est caréné dorsalement, par suite de la persistance d'un pli carpellaire le long de la nervure médiane. Chez d'autres, ce pli s'efface pendant le développement du fruit qui devient globuleux (*Ficaria*) ou présente un méplat dorsal (*R. arvensis*) ; il ne s'observe plus guère qu'au sommet ou à la base de l'akène, où il est marqué sur la coupe transversale par un rétrécissement de la cavité en ovale biangulaire.

Partout, l'akène renferme une seule graine, dont la radicule infère est engagée dans le fond rétréci de la cavité : l'ouverture du péricarpe à la germination commence donc dans toutes les espèces par la base, que perce la radicule (*R*, fig. 30). Deux fentes suivent la ligne de suture et la ligne médiane dorsale, gagnent souvent le sommet du fruit, séparant complètement les deux valves dont l'écartement libère la plantule.

Dans toutes les espèces de *Ranunculus* la couche scléreuse, exactement décrite, à part quelques détails, par Lonay (1),

(1) LONAY, *loc. cit.*

est constituée par la partie profonde du mésophylle carpellaire. Elle comprend 5 à 7 assises de cellules 4 à 5 fois plus allongées suivant une de leurs dimensions et orientées souvent irrégulièrement (*R. arvensis*), ordinairement plutôt dans le sens de l'axe. Le long de la ligne médiane dorsale, elles deviennent ordinairement plus étroites et plus longues, et parfaitement orientées en direction longitudinale (F_1 , fig. 30).

Exception faite des *Ficaria*, où il reste cellulosique, à cette couche scléreuse s'ajoute l'épiderme interne dont les cellules s'allongent en fibres à parois épaisses, à direction tangentielle (sauf *R. repens* et quelques autres espèces); leur direction

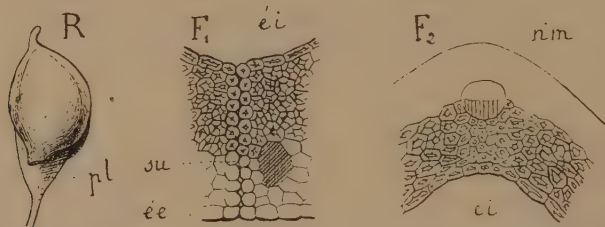


Fig. 30. — R, fruit germant de *Ranunculus acris*; pl, plantule. F_1 , zone suturale du fruit de *Ficaria ranunculoides*. F_2 , zone dorsale du même; nm, nervure médiane; ei, assise scléreuse la plus interne.

devient longitudinale au fond du pli dorsal, même quand celui-ci est effacé à maturité.

Dans tous les cas, la suture ventrale, bordée de fibres étroites à parois épaissies, est très nettement conservée (F_1 , fig. 30).

Conclusions relatives aux Renonculacées à akènes. — En résumé, à part les *Thalictrum*, les Renonculacées à fruits indéhiscents ont une ouverture de germination à la fois suturale et dorsale. Chez presque toutes, la ligne suturale est nettement marquée. Chez beaucoup, il est possible de montrer que les modifications structurales de la ligne dorsale proviennent d'une plicature médiane du carpelle. Enfin, tandis que chez les Renonculées, où la radicule est infère, l'ouverture commence à la base, elle commence au sommet chez les Clématitées et les Anémonées, à radicule supère.

ROSACÉES

Toutes les tribus de la famille des Rosacées, à part celle des Spirées, ont des espèces à fruits indéhiscents, akènes ou drupes, qui entrent dans le cadre de cette étude.

Tribu des PRUNÉES

Le fruit est une drupe ; il dérive d'un pistil à un seul carpelle biovulé déprimé en forme de cuiller, ployé plus ou moins tôt le long de sa nervure médiane, et dont les bords rapprochés se soudent. Le noyau, souvent épais, renferme généralement une seule graine, parfois deux, à radicule supère.

1° Série des Pruniers

Description du noyau, sa rupture à la germination. — Les Pruniers (*Prunus domestica*, *P. insititia*, *P. spinosa*...) ont un noyau ovoïde comprimé latéralement, plus ou moins allongé suivant les espèces ou les variétés (P_1 , fig. 31). Le bord dorsal se renfle en un bourrelet creusé d'une gouttière très accusée, logement de la nervure médiane du carpelle. Le bord ventral, plus élargi, montre une dépression linéaire médiane décelant la ligne d'union des bords carpellaires. La cavité du noyau, dont la section transversale est, dans le tiers inférieur, ovale arrondie, devient vers le haut de plus en plus anguleuse, surtout du côté dorsal. Au sommet, la cavité très rétrécie se dilate seulement dans l'axe pour loger la radicule. A la germination, le noyau se fend d'un seul coup le long de la suture ventrale, puis rapidement le long de la gouttière dorsale, mais progressivement à partir du sommet. Les deux lèvres de la fente ventrale sont lisses, brillantes, creusées d'une gouttière oblique (passage des funicules), elles semblent seulement décollées ; celles de la fente dorsale sont granuleuses, plus irrégulières (P_2 , fig. 31). Les deux moitiés du noyau se détachent ainsi complètement, et la graine gonflée se libère ; généralement, les téguments de la graine ne sont déchirés qu'ensuite par l'embryon croissant. C'est donc ici le gonflement global

de la graine germant qui surtout cause la déhiscence; cependant l'accroissement plus précoce de la radicule explique que la fente dorsale soit progressive. Soumis à une sécheresse prolongée, et surtout à des alternances de sécheresse et d'humidité, ce qui est leur sort normal lorsqu'ils sont sur le sol, les noyaux des pruniers s'ouvrent spontanément par une fente ventrale qui dans les plus allongés (Quetsches, par exemple) peut atteindre 1 millimètre de large, et dorsalement par une crevasse plus étroite. Ces noyaux sont donc presque déhiscents et nous verrons que leur structure permet de leur appliquer les règles du mé-

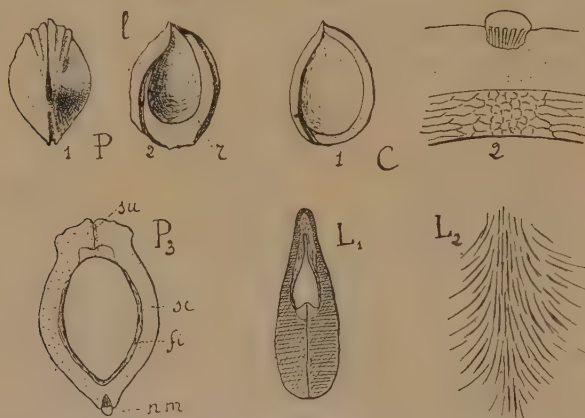


Fig. 31. — *Prunus insititia* : P_1 , noyau vu par sa base. P_2 , l'une des valves du noyau ouvert : l , surface lisse ; r , surface rugueuse. P_3 , coupe transversale du noyau : su , suture ; nm , nervure médiane du carpelle ; sc , tissu scléreux ; fi , fibres équatoriales. *Prunus Padus* : C_1 une des valves du noyau ; C_2 , coupe transversale de la ligne dorsale. *Prunus Lauro-Cerasus* : L_1 , coupe transversale vers le haut du noyau ; L_2 , orientation des fibres internes, le long de la ligne dorsale.

canisme de la déhiscence active indiquées par Leclerc du Sablon (*loc. cit.*).

Le noyau des Abricotiers, plus ovoïde que celui des Pruniers, est moins aplati au sommet, moins anguleux le long de la ligne dorsale. Le long de celle-ci, la nervure médiane est logée dans un canal complet, ouvert seulement aux deux bouts.

Le mode d'ouverture est le même que celui du noyau des Pruniers, et donnerait lieu à des remarques analogues. Il en serait de même, à des degrés divers, des noyaux du Pêcher et de l'Amandier.

Structure des noyaux (P_3 , fig. 31). — Ils se composent d'une

couche externe de cellules scléreuses un peu allongées dans le sens longitudinal, et d'une zone interne de fibres équatoriales, interrompue du côté de la suture, et dérivant de l'épiderme interne par multiplication (1). Du côté ventral, la couche scléreuse est traversée par la double lame cellulaire épidermique, restée cellulosique même à complète maturité, des bords carpellaires soudés, et par la masse fasciculaire molle, obliquement ascendante, des funicules. L'ouverture, à la germination, y est donc facile. Du côté dorsal, le faisceau médian est fortement enfoncé dans la zone scléreuse externe, qui le déborde même en dehors dans l'Abricotier. De plus, les fibres équatoriales des couches les plus externes de la zone intérieure du noyau prennent à cet endroit une direction radiale, chevronnant d'un côté à l'autre, et forment ainsi une lame verticale dirigée, à travers la zone scléreuse externe, vers le faisceau. Cette disposition est surtout très nette à mesure qu'on s'approche du sommet du fruit, où la plicature dorsale du noyau est restée visible. La lignification du noyau, à un niveau donné, n'atteint qu'en dernier lieu cette lame.

2^e Série des Cerisiers.

Dans le *Prunus Padus* et le *P. Lauro-Cerasus*, le noyau ovoïde globuleux se termine au sommet en pointe anguleuse. Le pli dorsal du carpelle, très net au tiers supérieur, s'efface dans la portion inférieure. Les noyaux des *Prunus Mahaleb*, *P. avium*, *P. Cerasus* (diverses variétés) sont plus régulièrement ovoïdes, parfois presque globuleux. La germination se fait comme pour les Pruniers, mais le plus souvent la fente dorsale, régulière au sommet, devient irrégulière plus bas. Tous ces noyaux, soumis à des alternances d'humidité et de sécheresse, s'ouvrent par une étroite fente suturale.

La paroi du noyau est encore composée de deux zones, l'interne à fibres circulaires, l'externe à sclérites un peu allongées verticalement; la ligne ventrale offre les mêmes particularités que dans les Pruniers (L_1 , C_1 , fig. 31). Vers la ligne dorsale, les

(1) GARCIN, Recherches sur l'histogénèse des péricarpes charnus (*Ann. Sc. Nat., Botanique*, 1890).

fibres de la zone interne se recourbent peu à peu et se redressent jusqu'à devenir verticales (L_2 , C_2). A cette place, les cellules scléreuses de la couche externe subissent aussi un léger changement d'orientation, elles s'allongent radialement vers la nervure médiane. Enfin, toute cette région subit un retard de différenciation. Ces variations de structure de la ligne médiane dorsale sont surtout nettes dans la moitié supérieure du noyau.

En résumé, à la germination, le noyau des Prunées s'ouvre normalement par une fente ventrale résultant de l'écartement des bordscarpellaires appliqués par leurs épidermes non lignifiés. Cette déhiscence passive est due au gonflement global de la graine germant; mais il peut y avoir, par dessiccation, une déhiscence active, due à l'existence dans le sclérocarpe de deux zones différentes d'éléments lignifiés. *Il n'y a donc ici qu'une perte partielle due au raccourcissement du fruit, de la déhiscence folliculaire, caractéristique des Spirées.*

A cette déhiscence suturale vient s'ajouter la formation d'une fente dorsale, plus irrégulière, préparée par des variations de structure le long d'un pli médio-carpellaire persistant, au moins partiellement, dans le noyau mûr.

Tribu des PIRÉES

1° *Cotoneaster Pyracantha*. — Le fruit du *Buisson ardent* est ordinairement décrit comme une drupe à 5 noyaux trigones, saillant par leur sommet au fond de l'œil. En réalité, chacun de ces noyaux (Co_1 et Co_2 , fig. 32), libre à sa partie supérieure, est un akène, soudé dans sa moitié inférieure par sa seule face dorsale avec la face interne de la coupe devenue charnue, due à la concrescence à leur base des pièces florales externes. L'angle ventral de chaque akène est marqué d'une fine gouttière (suture); il se termine en haut à la base durcie du style, en bas à l'orifice d'entrée des faisceaux placentaires. La graine, unique, renferme un embryon droit, à radicule supère.

La germination se fait facilement. Une fente nette suit la suture ventrale; elle est suivie d'une autre qui partant du sommet, longe le milieu de la face dorsale; les deux moitiés du

péricarpe se séparent complètement, pendant que se déchirent les téguments de la graine, et qu'apparaît la radicule.

Le péricarpe mûr comprend deux zones : l'externe à cellules scléreuses isodiamétriques, recouverte sur les faces latérales et la moitié supérieure de la face dorsale par l'épiderme externe à cellules petites et lignifiées, contiguë sur la moitié inférieure de la face dorsale à la coupe charnue ; l'interne à fibres équatoriales courtes (3 assises), séparée de la précédente par

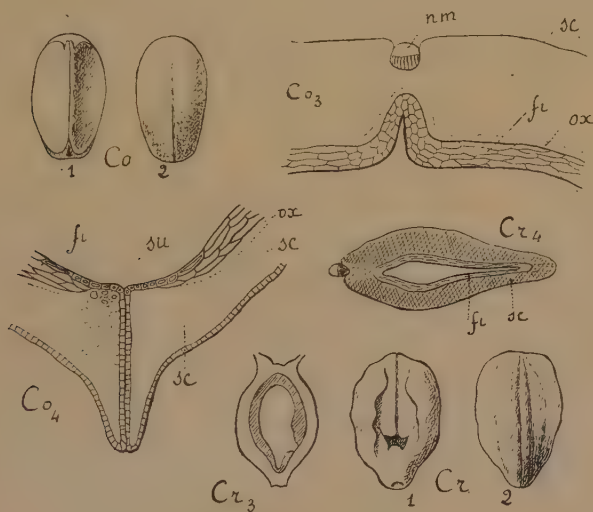


Fig. 32. — *Cotoneaster Pyracantha* : Co_1 , noyau vu par sa face suturale ; Co_2 , le même, face dorsale. Co_3 , coupe de la région médio-dorsale : nm , nervure médiane ; sc , tissu scléreux ; fl , fibres de la zone interne ; ox , assise oxalifère ; Co_4 , coupe de la région suturale ; su , suture. *Crataegus monogyna* : Cr_1 noyau, face suturale ; Cr_2 noyau, face dorsale ; Cr_3 , coupe longitudinale du fruit ; Cr_4 coupe transversale du talon inférieur du noyau.

une assise à cristaux, et dérivant de l'épiderme interne. Le long de sa ligne médiane, cette zone présente sur sa face interne un enfoncement angulaire de la cavité : là, elle s'amincit, et ses fibres se redressent et deviennent longitudinales (Co_3 , fig. 32). En face, dans la moitié inférieure du fruit, la zone scléreuse externe montre une dépression où se loge la nervure médiane du carpelle. La rupture du péricarpe, en cet endroit, est donc facilitée.

Sur la ligne médiane ventrale, l'épiderme externe se replie le long des bords carpellaires, en gardant ses caractères, mais

en se lignifiant moins. La fissilité de la double lame épidermique est donc grande (*Co*₄, fig. 32).

2° *Cratægus Oxyacantha* et autres espèces d'aubépines. — Les noyaux (*Cr*₁, et *Cr*₂, fig. 32) ne sont libres que dans une faible portion de leur partie supérieure. La face dorsale du noyau offre un bourrelet médian légèrement creusé en gouttière (logement de la nervure médiane) qui se prolonge en un talon inférieur où est logée la radicule, qui est ainsi infère (*Cr*₃). Au-dessus de ce talon, sur la face ventrale, se trouve l'orifice d'entrée des faisceaux, à partir duquel se voit nettement la suture ventrale. Le noyau se double extérieurement d'une zone scléreuse fragile incomplète, développée dans la chair du fruit, et qui, peu adhérente, tombe par décomposition de cette chair.

La germination ne se fait que pendant la deuxième année après la maturité; elle est analogue à celle des *Cotoneaster*; mais elle commence à la base du noyau, par la rupture du talon qui contient la radicule. Celui-ci a une cavité aplatie latéralement (*Cr*₄); la paroi scléreuse, composée d'une zone externe à sclérites isodiamétriques, et d'une interne à fibres circulaires, présente sur son pourtour anguleux des modifications dans l'orientation de ses éléments: ceux-ci se disposent dans le plan même d'aplatissement. Ces modifications se continuent tout le long de la ligne dorsale. Quant à la suture ventrale, elle est moins nette que dans les *Cotoneaster*, la soudure des deux épidermes étant plus accentuée, et ses éléments s'étirant en fibres disposées obliquement, presque radialement.

3° *Mespilus germanica*. — Les Néfliers ont des noyaux assez semblables à ceux des Aubépines, mais aplatis latéralement en forme de croissants, avec un enfoncement très profond de la nervure médiane. Le rétrécissement périphérique du fruit est beaucoup plus net que dans les *Cratægus*, et la rupture à la germination plus facile encore.

4° Les *Pirus* (Poiriers, Pommiers, Sorbiers) ont souvent cinq noyaux à parois parcheminées, formées d'une ou de plusieurs (*Malus baccata*) assises de fibres diversement orien-

tées, disposées par plages engrenées. Ces noyaux, qui contiennent chacun deux graines, sont comprimés latéralement, et leurs lignes suturale et dorsale sont très anguleuses. Le long de ces deux lignes, les fibres se redressent, et leur deviennent tangentes; le noyau s'y déchire, comme on sait, très facilement.

En résumé, *le noyau des Pirées s'ouvre, comme celui des Prunées, à la fois le long de la suture, et le long d'un pli carpellaire médian*. Dans cette tribu, ce dernier est plus accentué que dans les Prunées, mais en revanche, *par une sorte de balancement, la suture est souvent moins nette*.

Tribu des ROSÉES

Le fruit multiple des Rosiers consiste en de nombreux akènes monocarpellaires, à style terminal, libres dans le réceptacle creusé en coupe charnue, à la surface de laquelle ils sont attachés par leurs bases. Ils prennent des formes variables (R_1 , fig. 33), par suite des compressions mutuelles qu'ils subissent pendant leur développement. Mais on peut toujours reconnaître leur ligne suturale, ordinairement anguleuse et marquée d'une fine gouttière, et leur nervure médiane, distincte sous l'aspect d'une ligne blanchâtre du reste jaune ou brun de l'akène. La cavité du fruit est souvent anguleuse, surtout au sommet, en face de ces deux lignes : elle contient une seule graine à radicule supère.

La germination n'a lieu que pendant la seconde année après la maturité du fruit. Le péricarpe se fend, à partir du sommet, suivant la ligne suturale et la ligne médiane dorsale.

La structure du péricarpe, décrite par Kraus(1) pour le *Rosa arvensis*, est sensiblement la même pour plusieurs autres espèces que j'ai aussi étudiées (*R. pimpinellifolia*, *R. canina*, *R. gallica*, Rosiers hybrides...) La couche scléreuse (R_2 , fig. 33), épaisse et dure, recouverte de quelques assises de parenchyme et d'un épiderme à cellules hautes, comprend trois zones.

(1) *Loc. cit.*

La zone externe est formée de grandes cellules poreuses, allongées radialement, *cp*; la zone moyenne à fibres verticales, *fl*, est moins épaisse, une assise à cristaux, *ox*, la sépare de la précédente; enfin la zone interne a des fibres équatoriales, *fe*.

Dans le tiers supérieur du fruit, les deux bords rapprochés

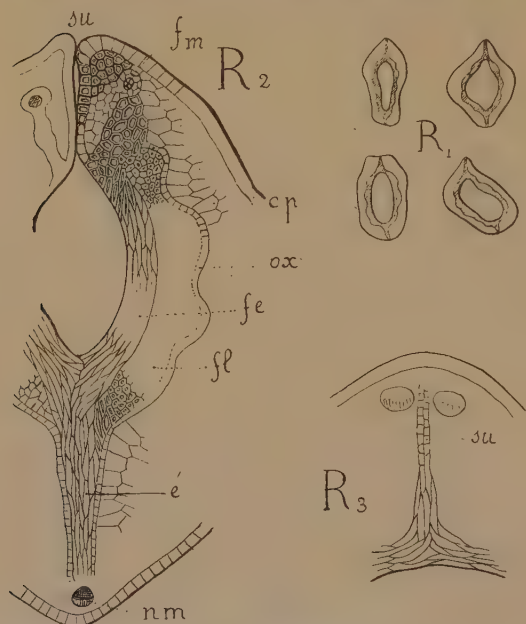


Fig. 33. — R_1 , coupes transversales au milieu de divers akènes de *Rosa arvensis*. R_2 , coupe transversale passant vers le tiers supérieur d'un akène de *Rosa pimpinellifolia*: *su*, suture; *nm*, nervure médiane; *fm*, faisceau marginal; *fe*, fibres internes à direction équatoriale, formant un éperon radial, *é*, vers la nervure médiane; *fl*, fibres longitudinales; *ox*, assise à oxalate; *cp*, cellules ponctuées. R_3 , coupe transversale de la suture vers le milieu, il s'y forme un éperon radial de fibres analogue à l'éperon dorsal.

du carpelle sont simplement juxtaposés par leurs épidermes sclérifiés. La fente suturale, *su*, est préformée à a germination. Audessous del'attache des ovules, la fente se referme par soudure, mais on peut reconnaître, tout au moins dans la partie externe, la surface de soudure des deux épidermes (R_3 , fig. 33). Cette surface se prolonge vers l'intérieur par une

lame verticale de fibres à orientation radiale, qui viennent se raccorder latéralement avec les fibres des deux zones internes de la couche scléreuse. Le long de la ligne dorsale, une disposition analogue s'observe; de sorte qu'une coupe transversale faite dans la moitié inférieure du fruit montre au dos comme au ventre du fruit une sorte d'éperon, *é*, de fibres radiales prolongeant vers la surface externe, à travers presque toute l'épaisseur du péricarpe, les deux zones internes de fibres.

Ce sont ces deux lames transversales qui permettent la rup-

ture du fruit. Il est bon de remarquer qu'elles se lignifient tardivement.

On pourrait à première vue les considérer comme appartenant à l'épaisseur même des couches qu'elles traversent. Elles enveloppent en réalité un reploiement, sur tout le pourtour, de la paroi du fruit, produisant un rétrécissement de sa cavité. Les deux faces du pli viennent en contact et se soudent; comme elles sont limitées chacune par une zone de fibres équatoriales, provenant de la multiplication de l'épiderme interne, leur union forme une lame qui semble d'origine unique. Une indication de cette plicature subsiste, dans le fruit mûr : c'est le fait que l'assise à cristaux contourne les deux éperons dans toute leur surface externe.

La surface externe du fruit se régularise par un plus grand développement des tissus sur le milieu de chaque valve. Quant à la cavité interne, circularisée en apparence par le développement de la graine, elle se prolonge virtuellement à travers la paroi dorsale et la paroi ventrale.

En résumé, les akènes des *Rosiers* s'ouvrent, à la germination, par deux fentes commençant au sommet : l'une provient du décollement des bords carpellaires, l'autre provient du décollement des deux faces internes d'un pli carpellaire formé le long de la nervure médiane.

Tribu des FRAGARIÉES

Description des fruits et germination. — J'ai observé la germination des fruits d'une dizaine d'espèces de Potentilles (*Potentilla verna*, *P. reptans*, *P. Anserina*, *P. supina*, *P. argentea*, *P. recta*,....), de trois espèces de Fraisiers (*Fragaria vesca*, *F. elatior*, *F. indica*) et du *Comarum palustre*. Tous ces fruits sont de petits akènes, dérivant de carpelles isolés, fermés, à style presque gynobasique par suite du grand développement vers le haut de la face dorsale, qui devient gibbeuse. Leur sommet apparent n'est donc en réalité que celui d'une bosse dorsale. Tous sont comprimés latéralement avec une carène dorsale qui se recourbe au sommet et se continue, plus on

moins nettement, jusqu'au point d'attache du style. Au-dessous de celle-ci, sur la ligne ventrale courte, se trouve la cicatrice d'attache de l'akène. La cavité, en forme de lentille irrégulière, contient une seule graine; la radicule de l'embryon est logée dans la saillie supérieure, qui prend souvent la forme d'un bec aplati et courbe (*C*, *Pr*, *Ps*, *F*, fig. 34).

A la germination, qui peut s'obtenir quelques jours après la maturité, la radicule croissant fend en deux ce bec, le long de sa carène; deux fentes suivent alors le bord dorsal et le

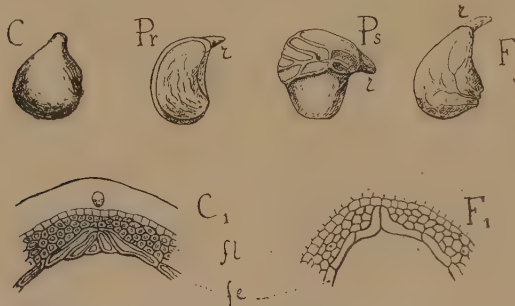


Fig. 34. — *C*, akène de *Comarum palustre*; *Pr*, akène germant de *Potentilla reptans*; *Ps*, akène germant de *P. supina*; *F*, akène germant de *Fragaria*; *C*₁, coupe transversale de la ligne médiane dorsale de *Comarum*; *F*₁, coupe analogue de *Fragaria indica*; *fe*, fibres équatoriales; *fl*, fibres longitudinales.

bord ventral, séparant souvent totalement deux valves qui dans leur écartement dégagent complètement la plantule.

Dans les Ronces (*Rubus cæsius.*, *R. fruticosus*) et les Framboisiers (*R. idæus*) le fruit est un assemblage de petites drupes ayant

chacune un noyau dur. Ce noyau rappelle un peu dans sa forme les akènes des Potentilles; mais la ligne dorsale s'y est développée en bosse au sommet et à la base: il est ainsi bordé sur presque tout son pourtour d'une carène saillante. Ses faces sont creusées d'alvéoles polygonaux entourés de crêtes qui viennent se terminer à la carène dorsale. L'ouverture du noyau se fait, à partir du sommet, en deux valves qui se séparent souvent complètement.

Structure des fruits. — L'étude anatomique du fruit des Fragariées a été esquissée par Kraus (1). Elle a été reprise par Tschierschke (2), qui a signalé, très explicitement, pour le *Potentilla Anserina* et le *Fragaria vesca*, les dispositions anatomo-

(1) G. KRAUS, *Loc. cit.*

(2) TSCHIERSCHEKE, *Beitr. zur vergleichenden Anatomie und Entwicklung einiger Dryadeen Früchte* (*Zeitschr. für die ges. Naturwiss.*, Bd. LIX, 1886).

miques favorisant l'ouverture. Voici le résumé des observations de ce dernier auteur sur le *P. Anserina*. La couche scléreuse est à deux zones : l'externe à fibres longitudinales, l'interne à une seule assise de fibres équatoriales. Le long du bord ventral, et surtout le long du bord dorsal, la « Hartschicht » s'avance plus loin dans le parenchyme. Les cellules de la couche interne se placent peu à peu dans une direction plus radiale ; leur dimension transversale s'accroît, tandis que la longitudinale décroît, de sorte qu'elles offrent une apparence plus parenchymateuse. Cette disposition est « évidemment destinée à faciliter la déhiscence du fruit lors de la germination ».

J'ai retrouvé cette disposition, avec des variantes, dans toutes les Potentilles que j'ai étudiées, et dans les *Comarum*. Je n'ai à ajouter que quelques remarques aux observations de Tschierschke : 1° La forme la plus simple de la disposition décrite plus haut se voit dans le *Comarum* (C_1 , fig. 34), où les cellules de la ligne dorsale se raccourcissent tangentiellement sans augmenter radialement, et forment une sorte d'éventail de 3-4 éléments ; elle se retrouve dans quelques Potentilles ; mais chez d'autres les cellules tendent à s'allonger radialement, disposition qui devient la règle chez les *Fragaria*, où, comme l'indique l'auteur cité, elles traversent complètement la zone externe (F_1 , fig. 34). 2° Les cellules ainsi modifiées subissent toujours un retard de lignification. 3° Les fibres de la zone externe, en dehors de la région d'ouverture, sur les flancs du fruit, sont dirigées assez obliquement. Vers la carène, elles se placent eu long, parallèlement entre elles. 4° Enfin, entre la base du style et la cicatrice d'attache, la ligne ventrale montre nettement la double lame épidermique des bords carpellaires unis.

Toutes ces dispositions rappellent donc, en moins marqué, celles que j'ai signalées plus haut pour les *Rosa*.

Le noyau des *Rubus* comprend aussi deux zones : l'interne, à fibres équatoriales, est à plusieurs assises ; l'externe, à fibres méridiennes, est épaissie le long des cordons superficiels signalés plus haut, où les fibres deviennent flexueuses. Le long de la ligne carénale, la zone interne présente en coupe transversale

une sorte de chevronnement, dû à ce que les fibres des deux faces viennent se rencontrer obliquement. Il y a même, pour les assises les plus externes, passage à la direction verticale. Cette disposition, l'absence des cordons externes sinueux, le retard de sclérification de cette région, en font une ligne de faible résistance. Le chevronnement des fibres de la zone interne, joint à la présence d'un angle assez net, nous autorise à voir l'origine de cette structure dans un pli du carpelle le long de sa ligne médiane.

L'akène du *Geum urbanum*, qui a un style terminal, et une couche dure à une seule assise de fibres longitudinales, s'ouvre en germant par une fente partant du sommet et empruntant la suture ventrale. Parfois la ligne médiane dorsale se fend aussi.

En résumé, les fruits des Fragariées, akènes ou noyaux, s'ouvrent tous, à la germination, *le long d'une fente suturale courte. Mais, par suite du grand développement de leur bord dorsal, et du pli médian formé le long de celui-ci, leur principale fente de déhiscence est une fente dorsale.*

Tribu des POTÉRIÉES

Les *Alchimilla*, à style basal, montrent des dispositions semblables à celles des Fragariées. Visibles encore dans les *Poterium*, elles s'atténuent chez les *Agrimonia*, chez lesquels le fruit est entouré par le calice accru et durci. La libération de la plantule, dans les deux derniers genres, se complique donc d'une déchirure de l'enveloppe calicinale qui par substitution physiologique devient le principal appareil protecteur. Dans les *Agrimonia*, celle-ci présente 10 côtes longitudinales de sclérenchyme entourant des faisceaux et séparées par des intervalles plus petits. A la germination, deux de ces intervalles se déchirent, en même temps que le péricarpe, sous la pression des embryons.

Conclusions relatives aux Rosacées à fruits indéhiscent. — En général, les akènes et les noyaux, monocarpellaires, des

Rosacées, s'ouvrent le long de la ligne de suture des bords carpelaires. A cette déhiscence suturale s'ajoute, dans la majorité des cas, une rupture de la ligne dorsale, déterminée anatomiquement par des variations de structure, morphologiquement par un repliement du carpelle en dedans, le long de sa nervure médiane. Dans les types moyens, cette seconde rupture est équivalente à la première : ils rappellent la déhiscence des gousses de Légumineuses (*Rosa*, certains *Prunus*). Dans les types extrêmes, l'une des deux domine : soit la déhiscence ventrale, ce qui rappelle les Rosacées Spirées (*Prunus Laurocerâsus*), soit la déhiscence dorsale (*Potentilla*, *Fragaria*).

LÉGUMINEUSES

Le fruit monocarpellaire s'ouvre normalement à maturité par deux fentes qui suivent la suture ventrale et la nervure dorsale : c'est une gousse. La nervure dorsale est souvent marquée extérieurement par une carène aiguë (Haricot, Pois, Robinier) correspondant à un repliement très accentué du carpelle. C'est à ce repliement le long de la ligne dorsale, amenant une gêne de développement et un retard de lignification, qu'est due l'interruption en cet endroit de la couche scléreuse du fruit, notamment du faisceau fibreux dorsal de la nervure, si nette dans le *Robinia pseudo-Acacia*, par exemple.

Dans un assez grand nombre de Papilionacées, la déhiscence normale n'a pas lieu. Dans les Trèfles et les Mélilots les gousses, petites, ont une déhiscence tardive rare, ou sont indéhiscents. Dans ce dernier cas la libération des graines peut se faire sur le sol par destruction du péricarpe, dont la zone scléreuse est faible, sous l'action du *Bacillus Amylobacter* ; ou bien les graines, en germant, ouvrent ce même péricarpe suivant ses lignes de déhiscence normale.

Dans le genre Luzerne (*Medicago*), où les gousses sont plus ou moins enroulées en spirale, l'ouverture de la gousse se fait parfois à maturité, le long de la ligne dorsale, par détachement du filet fibreux entier qui longe la nervure médiane. Il se produit là une déchirure du parenchyme qui relie ce filet au reste des tissus (Leclerc du Sablon).

Le plus souvent, les gousses sont indéhiscents, et, à la germination, les plantules se libèrent de diverses façons : souvent les racines percent les flancs du péricarpe, pendant que les cotylédons sortent par les fentes dorsales ou ventrales (1).

Les fruits indéhiscents des *Onobrychis*, à une seule graine, sont amincis le long de leur ligne dorsale en arête tranchante. La ligne suturale est aplatie. Les flancs sont creusés d'alvéoles entourés de cordons saillants, durs, hérissés de pointes. L'ouverture, du côté ventral, est rendue impossible par le développement, en dehors du double faisceau placentaire, d'une large lanière fibreuse unie par ses deux bords à la couche scléreuse. Du côté dorsal, au contraire, la couche scléreuse amincie offre une solution de continuité. Sur les flancs, le péricarpe est très mince au fond des alvéoles : lors de la germination, la racine croissante perce la paroi en l'un de ces points, puis les cotylédons écartent les deux valves du fruit et sortent par une fente dorsale, soulevant le péricarpe ainsi transpercé.

Dans un certain nombre de genres, la gousse se divise à maturité en articles monospermes, indéhiscents. Pas plus que dans les Crucifères, où s'observe aussi ce phénomène, les intervalles entre logettes ne correspondent à des fausses cloisons. En ces points, se produit un arrêt de développement, portant surtout sur la sclérification, qui est nulle ou très faible. Un semblable arrêt de différenciation, plus ou moins marqué, s'observe dans les gousses de Pois, de Haricot, de Robinier, aux points où des graines ont avorté, accidentellement ou expérimentalement. Une pareille disposition a pu devenir héréditaire, et suppléer partiellement à l'absence de déhiscence qui l'accompagne. Cette absence de déhiscence a d'ailleurs des degrés. Ainsi dans les *Ornithopus*, à la germination, le fruit ne s'ouvre guère que le long de la ligne ventrale : toute trace de pli dorsal a disparu. Il en est de même dans les *Hippocrepis* (*Hp*, fig. 35). Dans les Coronilles (*C*, fig. 35), l'ouverture ventrale se complique du détachement d'une lanière longitudinale, analogue à celle du Sainfoin. Dans les *Hedysarum* (*Hd*, fig. 35),

(1) SIR JOHN LUBBOCK, On Seedlings. — ALB. VÉCHOT, Sur la structure anatomique et la déhiscence des fruits du genre *Medicago* (Mémoire pour le diplôme d'études supérieures, Paris, janv. 1911).

les lignes dorsale et ventrale sont constituées comme dans l'*Onobrychis*, et le fruit germant s'ouvre le long de la ligne dorsale. Enfin, dans les *Scorpiurus* (*S*, fig. 35), la paroi du fruit contient, contre l'épiderme interne, une zone scléreuse continue, arrondie, à fibres toutes longitudinales. En dehors, dans le parenchyme, sont des faisceaux conducteurs flanqués de

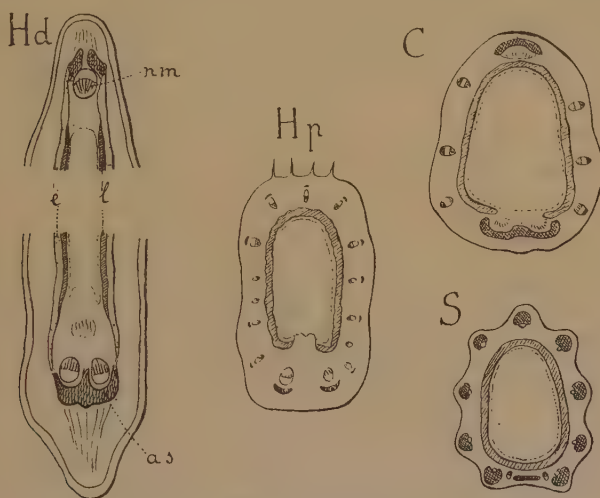


Fig. 35. — *Hedysarum* : Hd, coupe transversale d'un article ; nm, nervure médiane avec son arc scléreux fendu ; as, arc scléreux complet entourant la partie libérienne des faisceaux placentaires ; é, fibres équatoriales ; l, fibres longitudinales. *Hippocrepis* : Hp, coupe transversale d'un article. *Coronilla Emerus* : C, coupe transversale d'un article. *Scorpiurus* : S, coupe transversale d'un article.

cordons fibreux externes. A la germination, l'ouverture se fait dans l'intervalle séparant deux faisceaux quelconques.

Conclusions relatives aux Légumineuses. — En résumé, les fruits des Légumineuses s'ouvrent normalement le long de la suture ventrale, et le long d'un pli médian dorsal déterminant des variations favorables de structure. La perte de la déhiscence peut être due soit au raccourcissement du fruit (*Onobrychis*, *Trifolium*), soit à son enroulement en hélice (*Medicago*), soit à sa rupture en articles (*Coronilla*, *Ornithopus*, *Scorpiurus*...).

Ce dernier fait me semble dû à l'arrêt de développement du péricarpe que produit en un point l'absence de graine, par avortement ou autrement ; la zone scléreuse du péricarpe tend alors à devenir continue autour de la logette.

CRUCIFÈRES.

Le pistil des Crucifères est normalement constitué par deux carpelles ouverts, unis par leurs bords jusqu'aux stigmates. Une fausse cloison allant de l'une à l'autre des deux soudures divise en deux loges la cavité ovarienne. Le fruit est normalement une *silique* s'ouvrant à partir du bas par quatre fentes placées deux à deux de part et d'autre des lignes de soudure des carpelles.

Dans plusieurs genres, la déhiscence ne se produit pas. Le fruit mûr est alors parfois un akène uniloculaire, uniséminé (*Neslia*, *Isatis*, *Myagrum*), ou pluriloculaire, à une graine par loge (*Bunias*); ou bien il se découpe en une série linéaire d'articles qui sont des akènes uniséminés (*Raphanus*, *Cakile*, *Crambe*, *Rapistrum*). Dans les *Coronopus* et les *Biscutella*, la silicule, par une vraie déhiscence, détache deux akènes.

Cette absence du processus normal de déhiscence a d'ailleurs des degrés, et les dispositions structurales qui favorisent, lors de la germination, l'ouverture du péricarpe, sont variables. J'étudierai d'abord ces deux questions connexes; puis j'essaierai de dégager les causes morphologiques qui déterminent ces différences entre les fruits des Crucifères, déhiscents ou non.

I. — GERMINATION DES FRUITS INDÉHISCENTS, ET DISPOSITIONS ANATOMIQUES QUI FAVORISENT LEUR OUVERTURE.

Première série. — Fruits où la structure normale se retrouve.

1. *Coronopus*, *Biscutella*. — Dans ces deux genres, la silicule se divise, à maturité, en deux akènes monospermes, qui se séparent du cadre placentaire.

Dans les *Coronopus* les deux akènes sont ovoïdes, ridés sur leurs deux faces (*C*, *a*, fig. 36). La plage commissurale (*C*, *b*), elliptique, est déprimée, et montre dans son grand axe vertical une fente linéaire, rétrécissement de la cavité de la loge. La radicule de l'embryon est au sommet de la cavité. A la germination, la fente commissurale se prolonge en haut le long de la ligne dorsale du carpelle, marquée par une légère carène, et

la divise dans toute sa longueur : les deux valves du péricarpe se séparent entièrement.

La couche scléreuse de la paroi du fruit se compose d'une zone de fibres contiguë à l'épiderme interne (C_1 , fig. 36). Ces fibres, à orientation variable, équatoriales dans les régions profondes, mais déviées radialement suivant les rides saillantes, deviennent longitudinales et plus étroites le long de la ligne médiane du carpelle. Leur sclérification y est en même temps plus tardive. Ici, à la déhiscence active normale vient s'ajouter une déhiscence passive loculicide.

Dans les *Biscutella*, chaque akène a la forme d'un disque

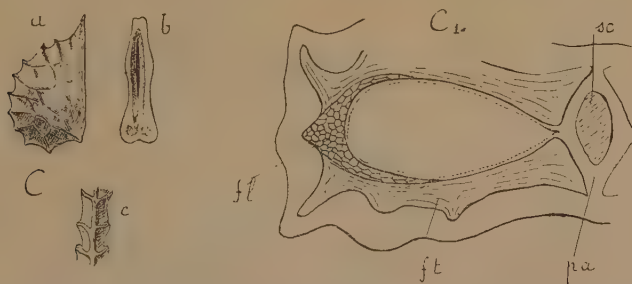


Fig. 36. — C , akène de *Coronopus vulgaris* : a , face latérale ; b , face commissurale ; c , ligne dorsale. C_1 , coupe transversale du fruit presque mûr : sc , massif scléreux du cadre ; pa , parenchyme ; fl , fibres longitudinales ; ft , fibres transversales.

circulaire très aplati, tronqué du côté de la commissure, un peu bombé au centre, et entouré d'un bourrelet. La paroi de la cavité séminale est mince et peu résistante, la couche scléreuse n'y comprend qu'une assise de fibres étroites groupées par plaquettes. Le bourrelet du pourtour est au contraire résistant. Cette disposition ne permet pas une ouverture régulière. A la germination, la radicule perce et déchire une des faces ; les cotylédons se libèrent ensuite par cette déchirure.

2. *Isatis* et *Myagrum*. — Le fruit (I, a , fig. 37) d'*Isatis tinctoria* est une silicule indéhiscence, triangulaire dans son pourtour, à une seule graine pendant dans une cavité ovoïde. La radicule de l'embryon est placée sous l'échancrure du sommet du fruit occupée par la base du style.

Quand commence la germination, une fente se produit au

sommet, sous la poussée de la radicule ; elle se prolonge ensuite, sur chaque face du fruit, le long de l'une des deux lignes de déhiscence normale. Puis le péricarpe est soulevé par la tigelle croissante, ses deux moitiés écartées se placent en accent circonflexe (*I*, *b*, fig. 37) sur les cotylédons, qui en s'épanouissant les rejettent. L'ouverture du péricarpe est donc une *déhiscence siliquaire passive et incomplète*, se produisant de *haut en bas*.

La structure (*I*₁, fig. 37) est celle d'une silique déhiscente normale : contre l'épiderme interne une assise de fibres longi-

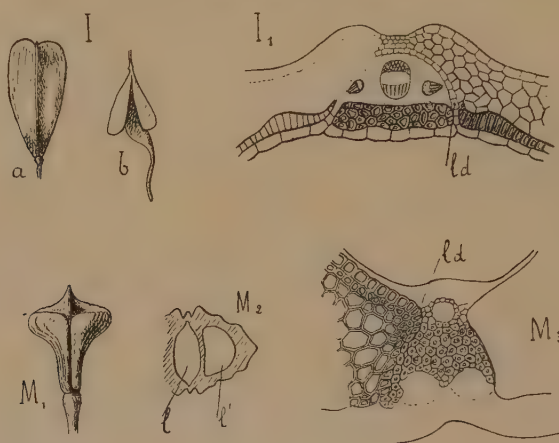


Fig. 37. — *Isatis tinctoria* : *I*, *a*, fruit mûr ; *b*, fruit germant ; *I*₁, coupe dans la région de déhiscence ; *ld*, ligne de déhiscence. *Myagrum perfoliatum* : *M*₁, fruit mûr. *M*₂, sa coupe transversale : *l*, loge ; *l'*, fausse loge. *M*₃, coupe transversale de la région de déhiscence : *ld*, ligne de déhiscence.

tudinales aplaties ; en dehors, une zone de cellules larges, polyédriques, à membranes poreuses, très épaissies et lignifiées, particulièrement développée au dos de chaque carpelle, où elle détermine la formation d'une large aile. Cette structure se modifie dans la région des fentes. Les faisceaux placentaires sont noyés dans un tissu scléreux limité de chaque côté par une lame de cellules restées parenchymateuses, contre laquelle viennent s'interrompre d'autre part les deux zones scléreuses des valves. Ce massif scléreux forme un cadre solide dont se détachent facilement les deux valves du fruit, ou du moins l'une d'elles.

D'ailleurs, si l'on soumet des fruits d'*Isatis* à une forte dessic-

cation, une rupture se produit le long des quatre lignes de déhiscence. L'*Isatis tinctoria* n'a donc que partiellement perdu la faculté de déhiscence, soit par suite du raccourcissement de son fruit, ce qui atténue l'action mécanique des parois, soit par suite d'un épaississement exagéré de celles-ci.

La forme du fruit (M_1 , fig. 37) du *Myagrum perfoliatum* rappelle un peu celle de la silicule d'*Isatis*; mais il est plus petit, moins aplati, et les deux ailes sont renflées en deux bosses creuses décrites souvent, à tort, comme des loges stériles (M_2). Les deux valves du fruit sont faciles à distinguer extérieurement. A la germination, l'une d'elles se détache à partir du sommet, l'autre reste attachée au cadre et au pédicelle renflé. La structure rappelle celle d'*Isatis tinctoria*, mais la lame de cellules parenchymateuses entourant le cadre placentaire est très mince, réduite à une assise, et comme écrasée entre les tissus scléreux du cadre et ceux du bord des valves (M_3 , fig. 37).

3. *Bunias Erucago*. — Le fruit (B , fig. 38) de cette Crucifère est tétragone; les angles s'aplatissent en crêtes aliformes, dures, dentées sur leurs bords; le sommet, atténué en pointe, se continue par la base persistante du style. Il est un peu incurvé de telle sorte qu'une de ses faces latérales, représentant le dos d'un des carpelles, soit bombée, tandis que l'autre est concave. Des cloisons courbes, dures, longitudinales et transversales, divisent la cavité du fruit en quatre logettes superposées deux à deux et renfermant chacune, dans les fruits les plus complets, une graine à embryon spiralé (B_2 , fig. 38). Souvent les loges inférieures sont avortées ou stériles.

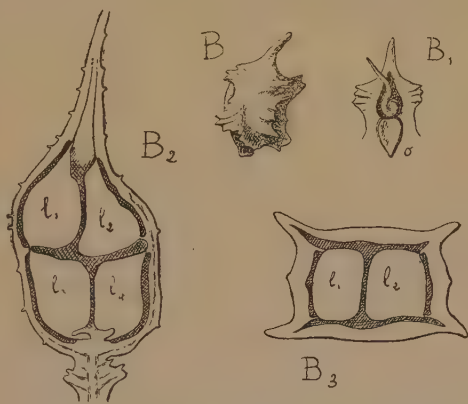


Fig. 38. — *Bunias Erucago* : B fruit mûr, face latérale; B_1 , germination de la première graine : o , opercule ; B_2 coupe longitudinale du fruit ; l_1, l_2, l_3, l_4 , logettes fertiles ; B_3 , coupe à travers les deux logettes supérieures.

La première graine entrant en germination a toujours été, dans mes nombreuses observations, celle située dans la logette supérieure du côté convexe, sous la base du style. Un opercule ovale lancéolé, à pointe dirigée vers le sommet du fruit, à bords latéraux limités par les bases des crêtes aliformes, à bord postérieur placé au niveau de leur incisure principale, se détache et tombe (B_1 , fig. 38). Sa chute laisse voir la radicule saillante, qui l'a provoquée, et, au fond de la logette, les cotylédons encore enroulés. Ceux-ci se dégagent en se déroulant.

Ensuite s'ouvrent, par un procédé identique, la logette supérieure du côté concave, puis la logette intérieure du côté convexe, enfin, quand il y a lieu, la logette inférieure du côté concave. Quoique la germination soit épigée, le péricarpe reste ordinairement sous le sol.

Nous sommes ici en présence d'un mode d'*ouverture operculaire* tout à fait différent, au premier abord, de la déhiscence siliquaire. Ce n'en est en réalité qu'une modification.

Une coupe transversale (B_3 , fig. 38), faite à travers les deux loges supérieures montre sous un parenchyme chlorophyllien assez abondant une couche scléreuse très développée; la cloison séparatrice verticale (fausse cloison très mince des autres Crucifères) est également scléreuse et dure. A la naissance des ailes, c'est-à-dire aux bords latéraux des opercules, les éléments du sclérocarpe ont gardé leurs membranes cellulósiques, formant des lames parenchymateuses à deux assises de cellules, qui traversent complètement la paroi et sont les équivalentes des lames de déhiscence des siliques normales. Le long de leur bord interne, la cavité forme un repli marqué par un angle assez prononcé à sommet externe. La différenciation de la couche scléreuse se fait, par rapport à ces lames, en venant vers elles; elles semblent comme écrasées entre l'opercule et les bords relevés de la logette.

Sur une coupe longitudinale axiale perpendiculaire à la cloison (B , fig. 38), nous retrouverons la couche scléreuse, interrompue à la base du style, ainsi qu'à la base du fruit. La fausse cloison, irrégulière, sinueuse, est sclérifiée dans toute sa hauteur, depuis la base du style. Sur chaque face, non exactement au même niveau, se détache un repli horizontal

qui se dirige vers la surface interne du péricarpe et y touche par son bord. Ces sortes de cloisons transversales, minces en leur milieu, concaves sur leurs deux faces, sont plus épaisses aux bords. Ces bords adhèrent plus ou moins fortement à la paroi interne du fruit, en s'y enfonçant parfois un peu. La lignification des éléments de ces cloisons gagne progressivement leur pourtour ; mais, dans la région dorso-carpellaire, le long de la ligne d'adhérence, la paroi propre du fruit ne se lignifie pas, non plus que l'épiderme du bord des cloisons. Il y a donc là pour chaque logette une ligne courbe de faible résistance qui se raccorde avec les lignes latérales de déhiscence siliquaire, pour circonscrire un opercule complet.

Deux autres cloisons transversales rudimentaires se voient à la base de la cloison verticale. Le fruit du *Bunias Erucago* peut donc théoriquement être à six logettes.

Dans le *Bunias orientale*, les dispositions sont analogues, mais il y a au maximum deux logettes fertiles. Les *Bunias* diffèrent donc nettement des autres Crucifères par les fausses cloisons transversales de leur fruit, et la déhiscence operculaire qu'elles déterminent.

Deuxième série. — Fruits où la structure normale s'est effacée ou perdue.

1. *Raphanus Raphanistrum*. — Le fruit mûr se divise, on le sait, en articles monospermes, à cavité lenticulaire. L'article inférieur reste adhérent au pédicelle ; les autres se détachent. Dans les intervalles des articles, la cavité du fruit, très étranglée, est réduite à une fente étroite orientée dans le plan d'union des carpelles. Cette fente est visible aux deux faces terminales des articles. Ceux-ci portent plusieurs crêtes longitudinales dont deux plus aiguës marquent les soudures carpellaires.

A la germination, chaque article se rompt, à partir des extrémités d'une fente d'une de ses faces terminales, le long des deux crêtes aiguës ; les deux valves se séparent complètement.

Une coupe transversale (*R*, fig. 39) faite au milieu d'un article vers le temps de la maturité montre, à partir de l'épi-

derme interne à membranes minces : une assise de fibres longitudinales, lignifiées, interrompue aux angles de la loge, où elle bute contre un massif libéro-ligneux funiculaire à orientation inverse (bois externe) saillant dans la loge ; puis une couche de fibres courtes équatoriales, à 4-6 assises. La face externe de cette seconde zone envoie vers les nervures des carpelles des protubérances longitudinales formant les côtes. Aux angles, c'est-à-dire aux bords des carpelles, cette zone, au lieu de se continuer circulairement autour de la cavité, devient radiale et s'applique contre sa correspondante

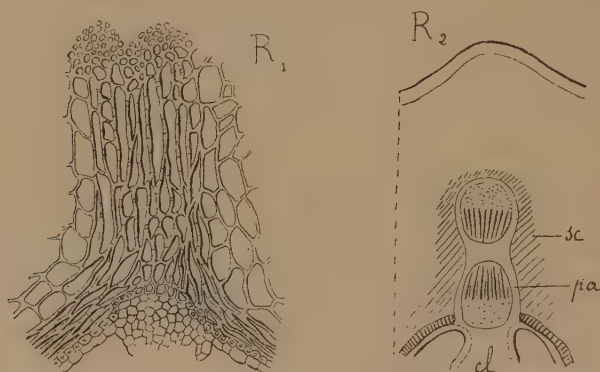


Fig. 39. — *Raphanus Raphanistrum* : R₁, coupe dans la région d'ouverture d'un article caduc. R₂ coupe transversale de la même région de l'article basilaire : *cl*, fausse cloison ; *pa*, parenchyme ; *sc*, sclérenchyme.

semblablement déviée de l'autre carpelle, formant ainsi une saillie externe, dont le bord est longé par le double faisceau marginal des carpelles concrescents. Dans son plan médian cette saillie à éléments radiaux montre quelques cellules non allongées ou disposées verticalement, dont la lignification est tardive (double lame épidermique de contact ?) C'est là que se fait la rupture du péricarpe. *La déhiscence est donc suturale.*

En dehors de la zone fibreuse, et contre elle, s'applique un parenchyme dont les grosses cellules ont, au moins dans les assises internes, des parois ponctuées épaissies et lignifiées. Ces cellules manquent à la région d'ouverture.

Comment l'a montré Leclerc du Sablon (1), cette forte sclérifi-

(1) *Loc. cit.*

cation des parois n'existe pas aux étranglements, dont la rupture est facile.

La structure de l'article inférieur (R_2 , fig. 39) diffère sensiblement de celle que je viens de décrire. Il existe ici, comme dans les siliques normales, un cadre placentaire sur la composition duquel nous reviendrons plus loin, contre les deux côtés duquel se trouvent deux lames minces de cellules parenchymateuses; mais ces lames ne se prolongent pas à travers le parenchyme épais qui recouvre dorsalement le cadre libéro-ligneux, et n'atteignent pas la surface externe. Cette structure est donc incomplètement celle d'une silique normale.

2° *Rapistrum*, *Cakile*, *Crambe*. — Dans ces trois genres, le

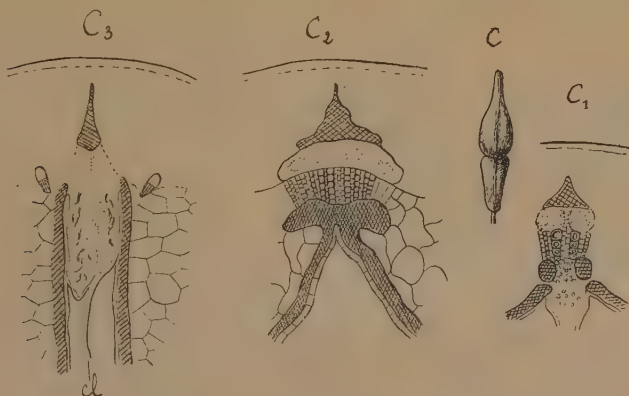


Fig. 40. — *Cakile maritima*. C, fruit mûr. C_1 , coupe de la région suturale de l'article inférieur. C_2 , même coupe pour l'article supérieur. C_3 , même coupe dans l'étranglement.

fruit se divise, à la maturité, en deux articles monospermes. L'article supérieur est généralement seul fertile et beaucoup plus gros que l'inférieur, stérile et atrophié. Dans le *Cakile maritima*, l'article inférieur est souvent aussi développé que l'autre, et fertile (C, fig. 40).

L'article supérieur du *Rapistrum rugosum* est un akène globuleux, à 12 rangées longitudinales de tubercules rudes. Deux sillons marquent les sutures carpellaires. La cavité lenticulaire renferme une seule graine dressée, à radicule infère. A la base de l'akène, la cicatrice porte une fissure étroite analogue à celle des articles des *Raphanus*. Le fruit germant s'ouvre

suivant les sutures carpellaires, par deux fentes qui prolongent la fissure basilaire; les deux valves du péricarpe se séparent complètement l'une de l'autre. La couche scléreuse du péricarpe comprend ici une zone interne à plusieurs assises de fibres méridiennes, et une zone externe à fibres transversales se redressant radialement dans les tubercules. La zone interne se dévie aux angles de la loge, pour former, comme dans les *Raphanus*, une protubérance à ligne médiane faible, contre laquelle manque la zone externe. L'article inférieur, stérile, présente au contraire une structure de silique plus complète que dans les *Raphanus*.

Quelque chose d'analogue s'observe dans le *Cakile maritima*. La protubérance suturale de l'article supérieur y est moins

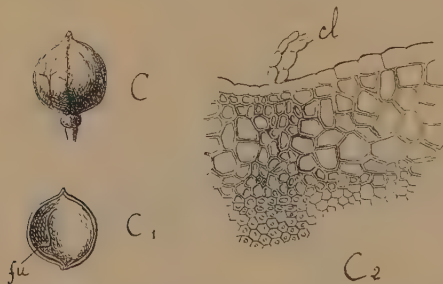


Fig. 41. — *Crambe maritima*: C, fruit mûr ; C₁, une valve de l'article supérieur montrant la position du funicule *fu* ; C₂, coupe de la région de déhiscence de l'article supérieur.

prononcée, mais la masse ligneuse du double faisceau marginal est nettement divisée au milieu par une ligne parenchymateuse (C₂, fig. 40). Ici encore, l'ouverture de cet akène, qui contient une

seule graine dressée à radicule infère, est *suturale* et commence par le bas.

L'article inférieur (C₁, fig. 40) s'ouvre au contraire par le haut; sa graine est pendante, à radicule supère. Sa structure rappelle un peu celle d'une silique normale, mais incomplètement, à cause sans doute du grand développement du parenchyme, comme dans le *Raphanus*; à cause aussi de l'étroitesse du cadre placentaire, dont nous verrons plus loin la raison.

Dans les *Crambe*, les deux articles sont globuleux, l'inférieur très petit (C, fig. 41). L'étranglement qui les sépare est très accentué, et l'on retrouve difficilement, sur la cicatrice basilaire de l'article supérieur, la trace de la cavité du fruit, rétrécie à cette place. L'article supérieur est un akène à cavité presque sphérique, à deux angles suturaux peu marqués. Les sutures se manifestent extérieurement par deux côtes régulières méridiennes.

diennes. Deux autres côtes moins régulières sont les nervures dorsales des carpelles. Entre elles sont des nervures réticulées. La graine est à radicule supère; l'akène s'ouvre, à partir du sommet, *le long des deux sutures*, et les deux valves se séparent complètement. La couche scléreuse, à une seule zone, comprend quelques assises de larges cellules poreuses, contiguës à l'épiderme interne et entourées d'un parenchyme renfermant les faisceaux. Aux lignes de suture (C_2 , fig. 41), les faisceaux placentaires enfoncent dans cette couche une partie de leur bois; entre ce dernier et la surface interne de la loge, se trouve une lame épaisse de 3-4 éléments, à fibres longitudinales courtes et étroites. Cette région, à lignification tardive, offre donc à la poussée interne de l'embryon germant une faible résistance. Quant à l'article inférieur, il montre une structure de silique normale.



3° *Neslia paniculata*. — Le fruit (N , fig. 42) est un petit akène uniséminé, globuleux, légèrement aplati suivant le plan d'accolement des carpelles. Il s'ouvre en deux valves suivant ce plan.

La couche scléreuse du fruit (N_1 , fig. 42) est à deux zones : l'une, interne, à une seule assise de fibres équatoriales devenant longitudinales aux angles sur une largeur de 3-4 éléments; l'autre, externe, à fibres courtes, de directions variables, ordinairement obliques par rapport aux surfaces limitantes, souvent enchevêtrées. Aux lignes de suture, ces fibres s'orientent dans le plan médian : les plus internes, sur une largeur de 3-4 assises, sont longitudinales, et progressivement les plus externes deviennent radiales. De chaque côté de cette lame, dont la différenciation est plus tardive, les fibres de la zone scléreuse viennent s'arc-bouter tangentielllement, en s'incurvant obliquement de dehors en dedans. Cette structure se rapproche encore plus que celle du fruit du *Crambe* de celle que nous trouverons dans les *Fumeterres*.

En résumé, dans la série qui va des Crucifères déhiscents aux *Neslia*, en passant par les genres *Isatis*, *Myagrum*, *Rapistrum*, *Raphanus*, *Cakile*, *Crambe*, nous avons vu se perdre progressivement la structure caractéristique et la déhiscence des siliques, pour aboutir à un mode d'ouverture très différent et plus simple : le mode sutural ou septicide se substitue au mode septifrage.

Y a-t-il là dégradation, ou retour à une structure primitive, et comment ? C'est ce que nous allons maintenant chercher à élucider.

II. — INFLUENCE DE LA VASCULARISATION PLACENTAIRE SUR LE PROCESSUS DE DÉHISCENCE

L'étude des nombreuses coupes que j'ai dû pratiquer à tous les niveaux des fruits étudiés, et à différents degrés de maturité, m'a amené à constater une corrélation constante entre le mode de départ des faisceaux funiculaires des graines et la modalité de la déhiscence. J'ai été ainsi conduit à prolonger mon étude aux Crucifères à fruits déhiscents.

A. — Crucifères à fruits déhiscents.

Je prendrai pour type de description la silique du *Malcolmia maritima*.

Au niveau (M_1 , fig. 43) où se détachent les sépales, le système libéro-ligneux des deux carpelles est représenté par les nervures médianes et les faisceaux placentaires doubles ; la dualité de ces derniers se reconnaît souvent à une bipartition de leur partie ligneuse. A un niveau plus élevé, quand le pistil devient libre, les faisceaux médians se divisent en trois nervures qui montent dans le fruit ; les faisceaux placentaires doubles s'étalent chacun en une large bande où la partie ligneuse est divisée en deux groupes symétriques de faisceaux secondaires.

Plus haut encore (M_2), le diamètre du fruit à sa base grandi. Pour chaque bande vasculaire, les deux faisceaux partiels occupant les deux bords se détachent, entourés de parenchyme ; dans leur trajet vertical, ils se déplacent vers l'axe du fruit, en se rapprochant aussi l'un de l'autre. En même temps, ils se tordent sur eux-mêmes de 180°, prenant ainsi une orientation inverse ; ils viennent

donc, une fois accolés, s'opposer à la bande fasciculaire placentaire. Les quatre faisceaux, deux par suture, ainsi tordus et rapprochés deux à deux, sont les quatre premiers faisceaux funiculaires des graines. Chaque région suturale est donc occupée par un ensemble de faisceaux (bande vasculaire directe et faisceaux funiculaires inverses) que j'appellerai pour simplifier le *complexe placentaire*; les deux complexes formeront le *cadre* de la silique (M_3).

Sur les coupes où se suivent ces déplacements de faisceaux,

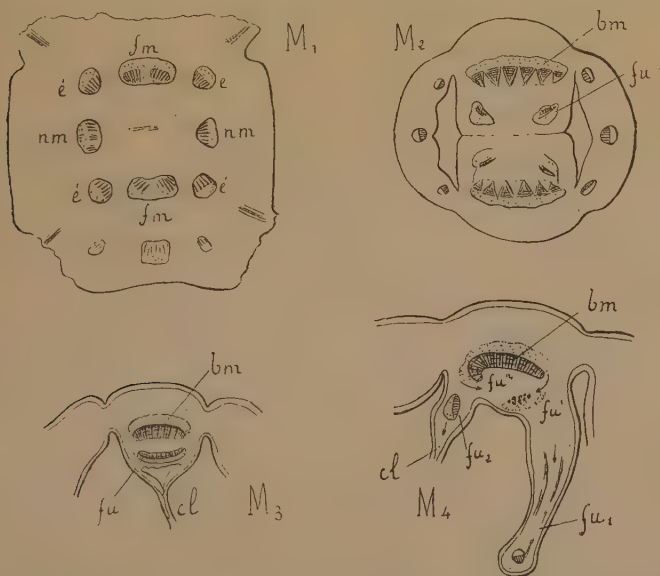


Fig. 43. — *Malcomia maritima*. M_1 , coupe transversale au niveau du détachement des sépales : *é*, faisceaux staminaux ; *nm*, nervures médianes des carpelles ; *fm*, faisceaux marginaux doubles. M_2 , coupe transversale de la base du pistil montrant l'étalement de la bande marginale double *bm*, le détachement des faisceaux funiculaires *fu*, l'apparition des loges, la base de la cloison, et le bombement des valves. M_3 , coupe un peu plus haut : le complexe placentaire est constitué. M_4 : le premier funicule *fu*₁ se détache ; le funicule *fu*₂ commence à s'écarter ; *fu'*, *fu''*, faisceaux funiculaires de remplacement s'isolant de la bande marginale *bm*.

apparaissent les cavités carpellaires. Ce sont d'abord d'étroites fentes parallèles au plan d'union des carpelles, séparées l'une de l'autre par une épaisse cloison résultant du contact et de l'adhérence, d'un *complexe* à l'autre, des deux masses funiculaires incomplètement dégagées, cloison contre laquelle est étroitement appliquée la partie dorsale trinervée du carpelle

(futur panneau de la silique). Le pourtour de chaque loge carpellaire, tout particulièrement, forme donc un sinus très aigu (M_2). Les cellules qui dans le parenchyme sont dans le prolongement de ce sinus, resserrées, comme au fond d'un pli, par le développement des masses funiculaires agissant à la façon de coins, s'aplatissent et, gênées dans leur développement, ne se sclérifient pas, ou se sclérifient tardivement. Ainsi se forme, me semble-t-il, la portion interne, la plus étendue (souvent même elle est seule) de chaque lame de déhiscence.

Peut-être même cette lame cellulaire n'est-elle, en partie,

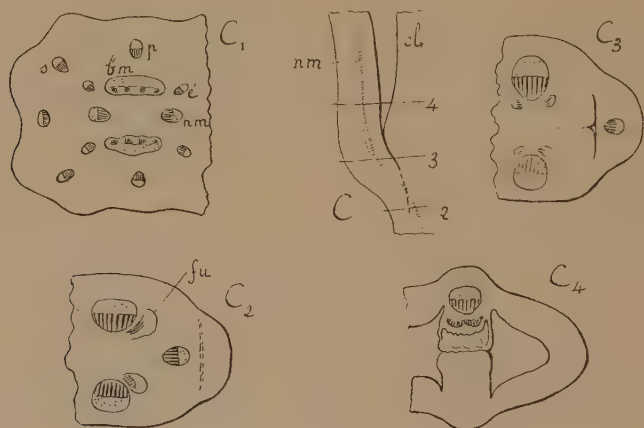


Fig. 44. — *Capsella Bursa-pastoris* : C , coupe longitudinale axiale passant par une nervure médiane; nm , rétrécissement du fond de la loge. C_1 , coupe à la base du réceptacle floral : s , faisceaux des sépales, p , faisceaux des pétales; e , faisceaux des étamines; nm , nervure médiane; bm , bande marginale des carpelles. C_2 , C_3 , C_4 , trois coupes successives montrant la formation du complexe placentaire.

que l'union des deux épidermes du fond du sinus. Au fond inférieur de la loge, elle se prolonge à travers le parenchyme, et coupe très obliquement les nervures de la valve (C , fig. 44).

Plus haut, au niveau de la graine la plus inférieure, la cavité du fruit s'accroît. Les deux complexes s'écartent donc, mais leurs bords restent adhérents par leurs épidermes, qui s'étirent en deux doubles lames. Leurs parenchymes, distendus d'abord en un tissu lacuneux, disparaissent bientôt presque totalement. La *fausse cloison* ainsi constituée n'est donc la plupart du temps formée que de deux replis épidermiques des funicules (cl , M_3 , fig. 43).

En même temps, les valves s'accroissent dans le sens du diamètre transversal et se bombent en leur milieu. Dans ce mouvement, leurs bords prennent appui sur le cadre placentaire et le débordent vers l'extérieur, formant de chaque côté de lui un bourrelet longitudinal plus ou moins saillant. Les cellules de la zone externe du parenchyme, contiguës au cadre, et celles de l'épiderme externe situées dans leur prolongement sont ainsi resserrées entre le bord des valves et le complexe lui-même; elles s'aplatissent, restent plus étroites et plus faibles. Ainsi me semble prendre naissance la portion externe, souvent bien développée, de la lame de déhiscence. Dans beaucoup de cas (*Matthiola*, par exemple) les deux portions de la lame cellulaire de déhiscence ont des caractères assez différents; il est facile alors de les distinguer et de voir qu'il n'y a pas entre elles une absolue continuité rectilinéaire, mais que l'une est un peu déplacée par rapport à l'autre (1).

Nous arrivons ainsi à un niveau (M_4 , fig. 43) où se détachent deux des quatre funicules, un par placenta, diagonalement opposés. Ils deviennent libres dans la cavité, et supportent deux graines développées ou non. Les deux autres se détacheront de même plus haut. Aussitôt qu'un funicule, fu_1 , commence à se détacher du complexe placentaire, un nouveau faisceau funiculaire, fu , s'isole du bord correspondant de la bande vasculaire marginale, se déplace en s'inversant comme il a été dit plus haut pour les premiers, et vient se substituer au funicule disparu. Et ainsi chaque fois. De cette sorte, le complexe placentaire se reforme et n'est pas interrompu. Mais la bande vasculaire marginale se rétrécit de plus en plus vers le haut, ce qui se traduit extérieurement par le rapprochement des bourrelets marginaux des valves; près du sommet, épuisée, elle ne donne plus de faisceaux funiculaires, ou donne des faisceaux insuffisants. Les cavités carpellaires se rétrécissent brusquement à nouveau, les valves se rapprochent, les deux lignes de déhiscence d'une même valve s'unissent au sommet. (Dans les *Brassica*, la portion supérieure dépourvue d'ovules devient le bec.)

Les choses, d'après mes observations, se passent de la même

(1) GERBER (*C. R. Soc. biol.*, 1899 et *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1899) décrit et interprète différemment la vascularisation du pistil des Crucifères.

façon dans d'autres genres de Crucifères à siliques (*Brassica*, *Matthiola*, *Cheiranthus*...) ou à silicules (*Draba*, *Capsella*...). Dans les *Capsella* (fig. 44) et les *Thlaspi*, chaque valve se développe plus fortement, après la fécondation, le long de la nervure médiane. Il se forme là une carène très prononcée, sans que pour cela le sinus du pourtour des loges s'efface complètement.

En résumé, la formation des quatre lignes de déhiscence rejointes deux à deux en haut et en bas, dans les siliques de Crucifères, proviendrait d'une sorte d'écrasement des tissus du péricarpe, comme au fond d'un pli, entre les bords des valves et le cadre formé par les faisceaux marginaux et les funicules non encore détachés.

Il s'agit évidemment là d'une disposition utile acquise depuis longtemps, et que l'on voit se dessiner très précocement dans certains fruits.

B. — Crucifères à fruits indéhiscents.

1^{re} Série. — Structure siliquaire conservée.

1^o *Isatis* et *Myagrurn*. — La structure du fruit à sa base est la même que dans les silicules déhiscents : il se constitue deux complexes placentaires, une fausse cloison (I_1 , I_2 , fig. 45).

Les quatre faisceaux funiculaires montent jusqu'au près du sommet du fruit.

Là (I_2 , fig. 45), un seul se détache en un funicule libre pour porter une graine pendante, dont le développement applique la cloison contre la paroi de la loge opposée. Les autres avortent, ou leurs ovules avortent. Il se forme donc ici quatre lames de déhiscence et la perte de déhiscence n'est due sans doute qu'à l'insuffisance des tiraillements des assises mécaniques.

2^o *Senebiera*, *Biscutella*. — Mêmes remarques ; les cadres sont étroits et les rebords des valves viennent extérieurement au contact. Les funicules, un dans chaque loge, paraissent médians. Ils se détachent en réalité du haut de la commissure, mais le péricarpe développé le long de sa nervure médiane

forme bosse au-dessus comme au-dessous du cadre, ce qui d'ailleurs emprisonne la graine.

De plus, dans les *Senebiera*, chaque carpelle se reploie en carène le long de sa nervure médiane, comme dans les *Cap-sella*, d'où l'orientation méridienne des fibres, et l'ouverture, à la germination, en cet endroit.

3° Dans le *Bunias Erucago*, même structure, mais la for-

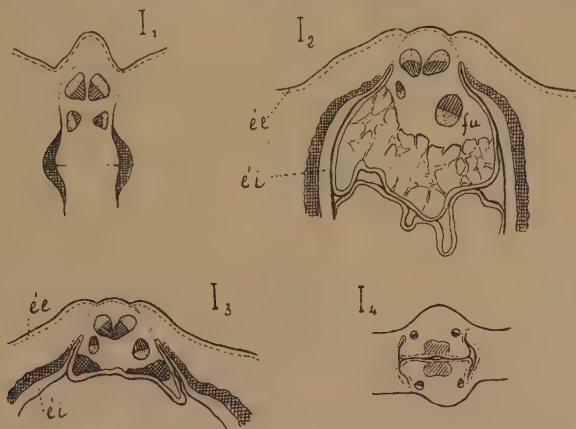


Fig. 45. — *Isatis tinctoria* : I_1 , coupe vers la base du fruit : composition du complexe placentaire, apparition des loges. I_2 coupe vers le quart supérieur du fruit, isolement du funicule pendant *fu* ; origine double de la fausse cloison, à tissu lacunaire. I_3 , coupe vers le milieu du fruit. I_4 , coupe vers la base du style, montrant les quatre faisceaux marginaux réduits.

mation de fausses cloisons solides transversales cause le sectionnement des valves en opercules.

2° Série. — Structure siliquaire effacée ou perdue.

1° *Raphanus*. — Tout à fait à la base du fruit s'observe une disposition identique à celle des fruits précédents ; mais les lames de cellules aplaties flanquant les deux complexes ne se prolongent pas jusqu'à l'épiderme externe (R_1 , fig. 46). Cela tient sans doute au grand développement du parenchyme au dos du cadre, et aussi au grand écartement des deux parties fasciculaires du complexe, qui rendent moins efficace l'écrasement, ainsi qu'au faible développement de la première graine. L'article basilaire a ainsi, à demi seulement, une structure de

silique (R_1 , fig. 46). Il n'en est pas de même des articles suivants.

Après la formation des quatre premiers faisceaux funiculaires, la bande libéro-ligneuse marginale détache sur ses bords des faisceaux qui montant longitudinalement dans les valves y deviennent des nervures stériles. Les faisceaux marginaux ainsi appauvris deviennent très grêles et sont noyés dans le parenchyme très développé (R_2 , f). Au premier étranglement, les

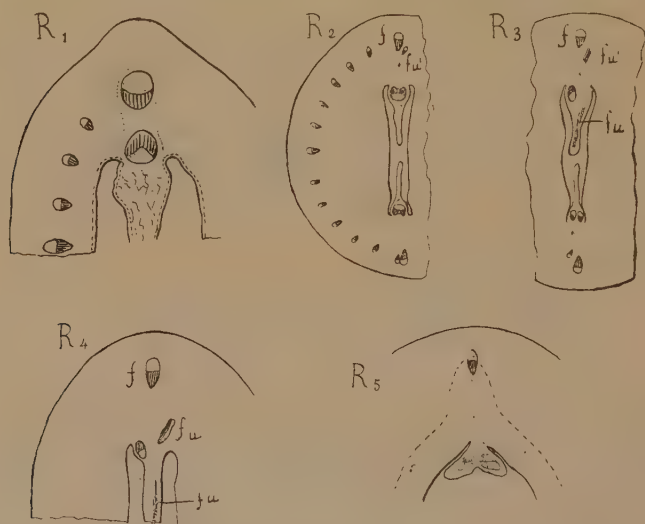


Fig. 46. — *Raphanus Raphanistrum*. — R_1 , coupe transversale de l'article inférieur, complexe placentaire formé; R_2 , R_3 , R_4 , coupes successives faites de plus en plus haut dans le premier étranglement, et montrant le départ des faisceaux funiculaires fu et leur remplacement par des faisceaux fu' , venant du faisceau marginal f ; R_5 , coupe à la base du second article : faisceaux funiculaires reconstitués, mais *inclus* dans l'angle de la logette.

cordons funiculaires doubles se dégagent presque complètement dans les angles de la cavité du fruit (R_5).

Il ne se constitue plus ensuite de vrai cadre placentaire dans les autres articles : la déhiscence suturale s'y substitue à la déhiscence siliquaire.

Au niveau du premier étranglement, un faisceau simple d'un des cordons funiculaires doubles s'isole complètement (R_3 , fu), devient horizontal et passe à une graine, pendant dans la cavité du premier article, et souvent mal développée. Le faisceau simple diamétralement opposé de l'autre cordon double s'isole

de même et va à une autre graine avortée. Le remplacement de chacun d'eux est assuré par une branche vasculaire, fu' , qui, détachée du même côté que lui de l'étroite bande marginale, se déplace obliquement en longeant le plan de suture dans toute la hauteur de l'étranglement et, se rapprochant de l'angle de la cavité, se tord de 180° . Elle vient ainsi se placer contre le faisceau simple non employé (R_4 , fu'). Les doubles cordons inverses alors reconstitués montent le long des angles de la deuxième logette, à peine adhérents à ces angles (R_5). Au second étranglement les deux funicules primitifs non employés se dégagent, l'un d'eux donnant une seule graine déve-

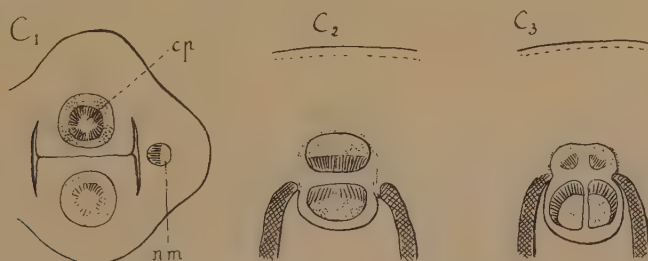


Fig. 47. — *Crambe maritima* : C_1 , coupe de la base du fruit jeune : nm , nervure médiane ; cp , complexe placentaire centrique. C_2 , coupe de l'article inférieur : structure incomplète de silique. C_3 , coupe à la base de l'article supérieur ; détachement du cordon funiculaire.

loppée pendant dans la seconde loge, et sont remplacés comme précédemment, et ainsi de suite.

Les étranglements se font donc dans les régions où se dégagent les funicules, et où il n'y a pas de graines. *Ils ne proviennent nullement de fausses cloisons : la paroi ne multiplie pas ses assises à leur endroit.* Les cellules demeurent parenchymateuses, ou se sclérifient fort peu, après avoir subi seulement un commencement de différenciation dans leur forme. On observe des phénomènes du même genre, mais moins accentués, dans les siliques déhiscents aux points où des avortements précoces d'ovules ou de graines se sont produits.

2° *Rapistrum*. — L'article inférieur, stérile, montre les mêmes dispositions que celui du *Raphanus*. Au niveau de l'étranglement, se produisent des faits analogues à ceux signalés pour ce dernier genre. Puis, dans l'article supérieur, un seul faisceau

funiculaire bien développé qui s'est isolé dans l'étranglement se relève pour porter l'unique graine *dressée* : il n'est pas remplacé ; les trois autres avortent, de sorte qu'il n'y a plus dans chaque angle du fruit qu'un petit massif de parenchyme d'où se détache une moitié de la cloison. Donc, pas de complexe placentaire, pas de lames de déhiscence.

3° *Crambe*. — L'article inférieur (C_1 , fig. 47), stérile, montre deux complexes placentaires, à structure presque centrique à la base ; la structure siliquaire y est nette. A l'étranglement, l'un des cordons funiculaires doubles s'épuise ; il devrait donner une graine à l'article inférieur. Il n'est pas remplacé.

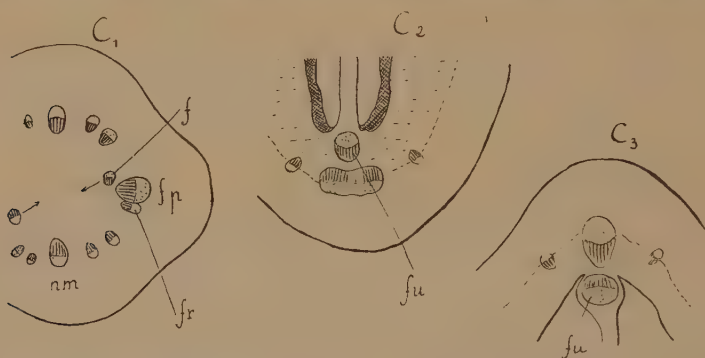


Fig. 48. — *Cakile maritima* : C_1 , coupe à la base du fruit jeune. Un seul faisceau funiculaire f , se détache du faisceau placentaire fp . Le faisceau de remplacement fr ne se détachera qu'à l'étranglement du fruit. C_2 , coupe de l'article inférieur ; le funicule fu ne s'isole qu'à son sommet. C_3 , coupe à la base de l'article supérieur : le funicule fu s'isole dès la base dans l'angle de la logette.

L'autre se libère complètement, formant un long funicule courbe qui monte dans la cavité de l'article supérieur, supportant une graine pendante (C_2 , C_3).

4° *Cakile*. — Ici, deux faisceaux seulement (f , C_1 , fig. 48), diagonalement opposés, se détachent, à la base du fruit, des bandes vasculaires marginales et deviennent deux cordons funiculaires inverses. Les deux autres, fr , restent accolés aux bords des bandes marginales. Il n'y a donc dans l'article inférieur qu'un cadre incomplet, étroit, rendu encore plus inefficace par l'écartement radial de ses deux parties inverses, et par le grand développement du parenchyme en dehors de lui (C_2). Il n'y a que des traces de structure siliquaire. Dans l'étranglement,

les deux faisceaux, un à chaque suture, se détachent horizontalement : l'un donne une graine *pendant* dans l'article inférieur ; l'autre avorte plus ou moins tôt. A ce niveau, les deux autres faisceaux funiculaires, restés non individualisés dans toute la longueur de l'article inférieur, s'isolent : l'un donne un funicule (C_3 , *fu*) qui porte la graine *dressée* de l'article supérieur ; l'autre avorte plus ou moins tardivement.

5° *Neslia*. — Ici, non seulement les faisceaux funiculaires, mais encore *tout le complexe* se dégage dans l'angle de la loge, de chaque côté (*placenta inclus* de certains floristes). Ceci semble indiquer un véritable reploiement en dedans des bords carpelaires accolés. Ce reploiement peut expliquer l'orientation radiale prise par les fibres de la zone scléreuse dans le voisinage des sutures (N_1 , fig. 42).

En résumé, l'étude de la structure des fruits de cette série nous fournit à la fois des arguments positifs et des arguments négatifs en faveur de l'explication que nous avons donnée précédemment (page 354 et suiv.) sur le rôle de la vascularisation placentaire dans le déterminisme du processus de déhiscence.

Conclusions relatives aux Crucifères. — a) *La présence — ou l'absence — de quatre lames de faible résistance (structure normale de silique) est liée à la présence — ou à l'absence — d'un cadre placentaire contre les deux moitiés (complexes placentaires) duquel elles se forment.*

b) *En cas de structure normale*, la déhiscence active à la maturité ou passive à la germination, est toujours une déhiscence siliquaire totale ou partielle, modifiée en déhiscence operculaire dans les *Bunias*. La perte de déhiscence à maturité peut être due au raccourcissement du fruit, ou à l'épaississement des parois empêchant ou réduisant les actions mécaniques (*Isatis*, *Myagrum*).

c) *La rupture des fruits en articles* a lieu en des points où le rétrécissement de la cavité et l'absence de sclérification tiennent non pas, comme on le dit ordinairement, à la formation de fausses cloisons transversales, mais à l'absence de graines développées (*Raphanus*, *Cakile*, *Crambe*...).

d) *En cas d'absence de cadre placentaire, la déhiscence passive du fruit à la germination est toujours suturale* (*Neslia*, articles fertiles de *Raphanus*, *Crambe*...).

FUMARIÉES

Les Fumariées indigènes ont un pistil à deux carpelles ouverts, soudés aux bords, comme les Crucifères, avec ou sans fausse cloison. Certaines ont pour fruit une silique (*Corydallis*), d'autres (*Fumaria*) ont un fruit indéhiscent. Ces dernières nous intéressent plus particulièrement.

Les Fumeterres ont pour fruit une drupe sèche (*F*, fig. 49).

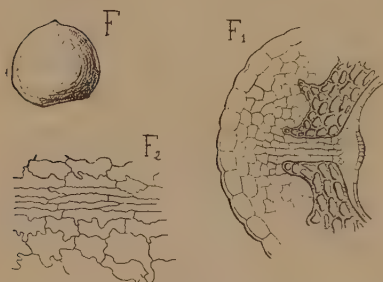


Fig. 49. — *Fumaria Borzei* : *F*, fruit mûr ; *F1*, coupe à travers l'une des régions de déhiscence, fruit à demi mûr ; *F2*, épiderme interne, vu à plat, de cette région.

Ce fruit, subglobuleux, légèrement comprimé latéralement, est ordinairement muni au sommet d'un apicule, reste de la base du style ; à sa base se trouve une cicatrice assez large. Les bords, qui correspondent aux lignes de jonction des deux carpelles, sont marqués par deux légères carènes méridiennes. Le petit embryon de la graine unique dirige la pointe de sa radicule vers la cicatrice basilaire.

Lors de la germination, la radicule s'engage dans la cicatrice, et le péricarpe s'ouvre de bas en haut le long des deux carènes bordantes. La déhiscence est donc suturale. L'effort des cotylédons qui s'épanouissent prolonge ces fentes jusqu'au style, qui se fend en deux : les deux valves, soulevées par les cotylédons, se séparent et tombent.

La couche scléreuse du péricarpe est développée dans la zone moyenne des mésophylles carpellaires (*F1*, fig. 49). En dehors d'elle, se trouve une zone de parenchyme chlorophyllien, dans laquelle elle forme des apophyses, recouverte par l'épiderme externe. En dedans d'elle, se trouve une zone de parenchyme à petites cellules, peu épaisse (quelques assises), contenant les fais-

ceaux libéro-ligneux, et limitée par l'épiderme interne très plat, à cellules sinueuses et engrenées par leurs bords, à membranes internes et latérales un peu épaissies. Les éléments de la couche scléreuse sont très irréguliers, un peu allongés tangentiellement, à surface interne caverneuse. Le long des lignes d'ouverture, cette couche est interrompue par une lame de 2-4 assises de cellules orientées radialement, à membranes minces, peu lignifiées, ou à lignification très tardive (F_1). L'épiderme interne se modifie lui aussi en cette région : ses cellules perdent leurs sinuosités, deviennent très étroites et s'allongent dans le sens vertical (F_2).

Ces dispositions rappellent celles que j'ai décrites plus haut à propos des *Crambe*.

La comparaison entre les Fumariées indéhiscentes et les Fumariées à silique (*Dielytra*, *Corydallis*) pourrait faire l'objet d'une étude dont les conclusions seraient très analogues à celles que j'ai tirées de l'Étude comparée des Fruits des Crucifères.

ALISMACÉES

Les fruits des genres *Alisma* et *Sagittaria* sont des polyakènes. Chaque akène, monocarpellaire, renferme un embryon en fer à cheval, recourbé dans son plan de symétrie. L'extrémité radiculaire est placée en bas, vers la face ventrale.

Dans l'*Alisma ranunculoides*, dont la germination a été décrite en détail par L. François (1), l'axe hypocotylé sort vers la base du fruit, près du point d'attache. Le cotylédon se développe ensuite et soulève le péricarpe.

La sortie de la radicule et la libération de la plantule sont très faciles. Chaque akène (*AR*, fig. 50) est en effet constitué par un carpelle fermé, à style terminal, dont les bords viennent en contact sans se souder ; la paroi, presque entièrement parenchymateuse, renferme cinq faisceaux libéro-ligneux flanqués chacun dorsalement d'un cordon scléreux (*sc*).

(1) L. FRANÇOIS, Recherches sur les plantes aquatiques (*Ann. des Sc. Natur.*, 9^e série, t. VII, 1908).

Dans l'*Alisma natans* les choses sont analogues. Dans l'*A. Plantago* une couche scléreuse continue se développe dans la région interne du péricarpe. Le style est devenu latéral (*AP*, fig. 50) par développement exagéré de la face dorsale du carpelle; mais au-dessous de son point d'attache, les bords carpellaires sont encore simplement rapprochés (*AP*₁, *AP*₂).

Dans la Sagittaire, les débuts de la germination des akènes sont analogues à ceux des *Alisma*. Les dispositions morphologiques rappellent celles que j'ai décrites pour l'*A. Plantago*.

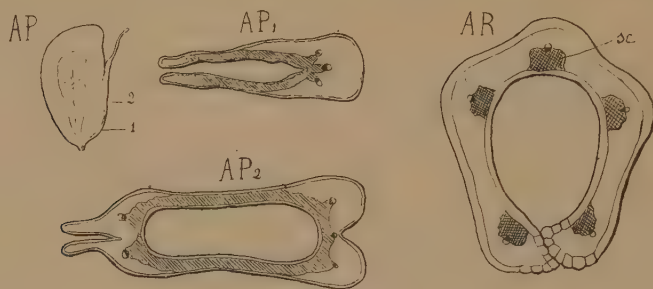


Fig. 50. — *Alisma Plantago* : *AP*, akène vu de côté ; *AP*₁, coupe à la base du fruit : le carpelle est à peine fermé ; *AP*₂, coupe vers le milieu : les bords sont soudés, la couche scléreuse devient continue. *AR*, coupe d'un akène d'*Alisma ranunculoides* : les deux bords carpellaires sont seulement juxtaposés.

En résumé, dans ces deux genres d'Alismacées, la *déhiscence est suturale* à la germination, comme elle l'est, tardivement, à maturité, dans les fruits de *Damasonium*.

POTAMÉES

La description et la germination des akènes des *Potamogeton*, déjà entreprises par plusieurs auteurs, en particulier par Irmisch (1), ont été reprises et complétées par L. François (2). Le fruit renferme une graine sans albumen dont l'embryon est recourbé en crochet dans son plan médian. La paroi du fruit se moule sur cet embryon, et sa cavité, vers le sommet du fruit, se recourbe en crosse vers la face ventrale (*P*₂, fig. 51). Le cotylédon, assez petit, est logé dans cette crosse.

(1) IRMISCH, Bemerkungen über die Keimpflanze einiger Potamogeton Arten. Zeitsch. f. die ges. Naturwiss., 1872.

(2) L. FRANÇOIS, loc. cit.

A la germination, l'accroissement de la tigelle de l'embryon fait détacher un opercule dorsal allongé, contre lequel elle s'appuyait, et dont le pourtour apparaît comme un sillon, *s*, sur le fruit entier, et surtout sur la partie sclérifiée, sorte de noyau entouré de tissu lacuneux.

Une coupe transversale médiane montre que la fente qui détache l'opercule est préparée par l'existence d'une lame de cellules à membranes restées minces et cellulosiques (1). J'ai cherché quelle pouvait être l'origine de cette particularité.

Il faut d'abord remarquer que sur la coupe (P_2), le bord

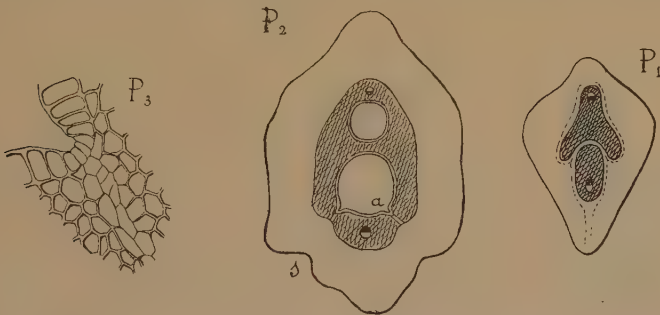


Fig. 51. — *Polamogeton natans* : P_1 , coupe transversale au sommet de l'akène : cavité du fruit réduite à une double lame épidermique comprimée entre deux massifs scléreux ; P_2 , coupe vers le milieu, traversant deux fois la cavité courbe ; P_3 , détail de l'angle *a*.

interne de la lame à membranes cellulaires minces suit un sinus, *a*, de la cavité du fruit. Au fond de ce sillon les cellules sclérifiées de l'épiderme sont plus étroites qu'ailleurs (P_3) et allongées dans la direction même du sillon, alors que partout ailleurs leur direction est variable. Elles sont aussi moins fortement lignifiées. Le sinus est d'autant plus accentué qu'on s'approche plus du haut et du bas de l'akène. Au sommet (P_1), en particulier, la cavité du fruit s'atténue brusquement en une étroite fente transversale se prolongeant sur son pourtour par la lame cellulaire double, de faible résistance. Ces dispositions sont comparables à celles que nous avons signalées dans les fruits des *Cornus* ou des *Teucrium*. L'explication doit être analogue : pendant le développement, un pli s'est produit sur le

(1) L. FRANCOIS, *loc. cit.*

pourtour du péricarpe, appliquant la face dorsale contre la face ventrale. Plus tard, l'accroissement de la graine a écarté les deux faces, et effacé partiellement le pli.

CYPÉRACÉES

Le fruit des Cypéracées est un akène, il dérive d'un ovaire à trois carpelles ouverts reployés en dedans le long de leur nervure médiane, et intimement soudés par leurs bords. Les plis médians s'accroissent souvent tous les trois au cours du développement du fruit : l'akène mûr est alors nettement triquètre. Parfois un angle s'efface tandis que les deux autres s'accroissent, le fruit mûr est alors aplati. Parfois enfin les

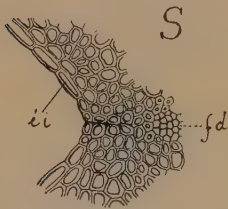


Fig. 52. — Coupe transversale de la couche scléreuse dans l'angle d'un akène de *Scirpus maritimus* : *ei*, épiderme interne; *fd*, nervure médiane d'un carpelle.

trois angles sont effacés, sauf au sommet, et le fruit devient ovoïde. Ces trois dispositions, ou deux d'entre elles, peuvent coexister dans une même espèce; les deux premières sont plus fréquentes dans les *Scirpus*, la troisième dans les *Carex*.

La graine renferme un embryon droit, à radicule supère. A la germination, dans tous les cas, la radicule sort au sommet; le péricarpe se fend le long d'un, deux ou trois angles, selon la position du fruit. L'axe hypocotylé et la gemmule se dégagent facilement. La pointe du cotylédon reste parfois incluse pendant quelque temps dans le péricarpe qui se trouve soulevé.

Dans le *Scirpus maritimus* dont le fruit est à 2-3 angles, ainsi que dans plusieurs autres *Scirpus*, le péricarpe, comporte une couche scléreuse formée de 7-8 assises d'éléments canaliculés, un peu allongés suivant l'axe, et un épiderme interne à fibres courtes allongées équatorialement. Aux angles (*S*, fig. 52), l'épiderme interne replié forme vers l'extérieur une double lame dont les éléments plus étroits se redressent parallèlement à l'axe. Contre le fond de la double lame épidermique, les éléments scléreux contigus à l'épiderme deviennent eux aussi plus étroits et plus allongés,

formant un cordon fibreux dans lequel s'enfonce en partie le faisceau libéro-ligneux médian du carpelle, *fd*. Ces dispositions, qui assurent la rupture des angles à la germination, s'atténuent et s'effacent même vers le bas.

Dans les autres Cypéracées, des dispositions analogues s'observent.

En résumé, dans les Cypéracées, la déhiscence passive à la germination est *loculicide* et favorisée par des variations de structure dues à des plis médians des carpelles.

RÉSUMÉ GÉNÉRAL ET CONCLUSIONS

L'étude d'un grand nombre de fruits indéhiscents à péricarpe scléreux nous a montré que leur ouverture, à la germination, se fait, dans la grande majorité des cas, par des fentes régulières dont la position est constante pour une espèce donnée. Cette ouverture est en somme une *déhiscence tardive*.

I. Modes d'ouverture. — On retrouve ici la plupart des modes connus pour les fruits déhiscents.

1° Dans un petit nombre de cas, les bords soudés des carpelles se séparent : il y a *déhiscence suturale* : fruits monocarpellaires des *Alisma*, bicarpellaires des *Fumaria* ; articles indéhiscents des fruits de *Raphanus*, *Crambe*...

2° Ailleurs, chaque carpelle se fend le long de sa nervure médiane : la déhiscence est *dorsale* ou *loculicide* : akènes ou noyaux des *Juglans*, *Olea*, *Polygonum*,...

3° Dans la grande majorité des cas, les akènes ou les noyaux de drupes des Rosacées, des Renonculacées, des Urticacées, qui sont monocarpellaires, montrent une déhiscence *à la fois suturale et dorsale*.

4° Certaines silicules indéhiscents de Crucifères présentent la *déhiscence siliquaire*, lors de la germination : *Isatis*, *Myagrum*.

5° Dans les *Beta*, les Labiées à style terminal, les Borraginées à style terminal, les Hélotropiacées, les *Potamogeton*, la déhiscence est *operculaire*.

6° Dans bien des cas, comme dans les Labiées et les Borraginées à style basal, la position des fentes d'ouverture est en rapport complexe avec la topographie des carpelles.

7° Dans les Composées, la paroi du fruit mûr, provenant d'un ovaire infère, et qui s'ouvre souvent de façon très régulière (Liguliflores), ne correspond plus à la paroi des carpelles, dont les tissus sont presque complètement résorbés.

Le mode d'ouverture offre, dans certaines familles, une grande constance : Urticacées, Composées liguliflores. Ailleurs, les tribus d'une même famille offrent de remarquables diffé-

rences qui viennent s'ajouter aux caractères distinctifs déjà connus : ainsi les Labiées à style terminal se distinguent, par la déhiscence operculaire des akènes, des Labiées à style basal, où l'ouverture se fait le long de fentes longitudinales. Ailleurs encore, le mode d'ouverture est variable, et présente divers types avec formes de passage : Crucifères.

II. Mécanisme de l'ouverture du péricarpe. — Dans tous les cas que j'ai étudiés *la rupture du péricarpe est due avant tout à l'accroissement de volume de la graine en germination*. Rarement, la pression de rupture ainsi développée est globale, le péricarpe s'ouvre d'un seul coup (*Parietaria*, certains *Cerasus*). Le plus souvent elle est progressive, quoique rapide, et commence au point d'appui de la radicule qui, en croissant, fait l'office de coin. De la sorte, les lignes d'ouverture partent toujours du point où est placée la radicule : base du fruit chez les Renonculacées Renonculées, à radicule infère, sommet chez les Clématitées et les Anémonées, à radicule supère.

L'ouverture à la germination des akènes et des noyaux est donc une *déhiscence p passive*, comparable à celle que présente, avant maturité complète, sous l'effort de la croissance de la graine, le fruit du Fusain, pour lequel M. Leclerc du Sablon a créé le terme. La poussée interne apparaîtra comme suffisante, dans la plupart des cas, pour déterminer la rupture des lignes faibles du péricarpe, si l'on pense que celles-ci sont encore amollies par l'eau qui les imprègne.

Il est très possible aussi que des actions diastasiques, dues à des sucres sécrétés par la racine, aident à la rupture et quelquefois la préparent, comme l'a montré M. Véchoy pour les *Medicago*. Ces actions peuvent d'ailleurs être dues à l'intervention des bactéries ou des moisissures : il m'est arrivé souvent de voir des akènes et des noyaux très durs (*Lithospermum*, *Celtis*), envahis par les moisissures, s'ouvrir à la longue, sans avoir germé.

Certains akènes ou noyaux, soumis à une dessiccation assez poussée, ou mieux à des alternances de sécheresse et d'humidité, présentent une déhiscence vraie. Ainsi, les noyaux des *Prunus* s'ouvrent alors par une fente suturale qui dans les

espèces à long fruit atteint 1 millimètre de large. Une rupture de la ligne dorsale accompagne cette fente. La structure de ces noyaux montre que les règles de Leclerc du Sablon leur sont applicables. Cette déhiscence vraie, partiellement perdue, peut parfois aider à l'ouverture du fruit. Mais, dans les conditions naturelles, la poussée interne signalée plus haut se substitue le plus souvent au mécanisme actif inopérant et la déhiscence devient exclusivement passive.

III. Déterminisme anatomique de l'ouverture. — La place des lignes d'ouverture est déterminée anatomiquement par l'existence de régions de faible résistance. On retrouve ici toutes les dispositions structurales indiquées pour les fruits déhiscents. En voici quelques-unes :

1° *Faible soudure des bords carpellaires concrescents* ; les cellules épidermiques sont plus petites, moins lignifiées que les éléments contigus : noyaux des *Prunus*, fruits des *Ficaria*, des *Fumaria*, des *Alisma*.

2° *Lames de cellules peu ou point lignifiées traversant radialement la couche scléreuse du fruit* :

a) Lames longitudinales : Liguliflores, Juglandacées ;

b) Lames courbes, circonscrivant un opercule : *Bunias*.

3° *Orientation différente des cellules ou fibres de la zone scléreuse.*

a) Les éléments s'allongent dans le plan de rupture parallèlement à l'axe : *Fagopyrum* ;

b) Ils s'allongent radialement : *Rosa*, *Olea*, *Cornus*.

4° *Les éléments scléreux sont plus étroits* : Labiées à style basal, Urticées, *Potamogeton*.

IV. Déterminisme morphologique de la position des lignes de déhiscence. — La position des lignes d'ouverture, aussi bien dans les fruits déhiscents que dans les fruits indéhiscents, me paraît, au moins dans beaucoup de cas, liée à des dispositions morphologiques des carpelles constituants.

1° *Dans beaucoup de cas, comme on sait, la ligne de suture des bords carpellaires devient une ligne de déhiscence.*

2° *Dans un très grand nombre de fruits, la ligne de déhiscence*

se fait le long de l'arête d'un angle ou d'un pli carpellaire plus ou moins précoce : sa formation est la conséquence de la formation du pli. Les angles deviennent ainsi des sortes de charnières à sclérisation retardée, permettant par leur mollesse persistante et leur ouverture progressive l'accroissement de la cavité interne du fruit. Ils peuvent donc s'effacer plus ou moins tôt, plus ou moins complètement, pendant la maturation. Mais ils laissent des traces reconnaissables :

a) Les éléments, le long de l'arête, sont moins développés, et montrent souvent, à maturité, un véritable écrasement latéral : *Rumex*, *Potamogeton*, *Lamium*.

b) Souvent les faces internes des deux lobes du pli, venues de bonne heure au contact, ont adhéré l'une à l'autre. Le pli persistant partiellement dans le fruit mûr, les éléments épidermiques ou hypodermiques des faces accolées forment des lames radiales peu lignifiées. La déhiscence n'est que le décollement des deux faces du pli : *Juglans*, *Cornus*, *Rosa*...

c) Parfois l'arête du pli s'allonge, en s'incurvant, vers le sommet du fruit. Les éléments scléreux transverses des deux faces se déplacent alors obliquement de part et d'autre de l'arête, de façon à chevronner vers le haut, disposition favorisant la rupture (ligne dorsale des *Prunus*...).

Quant à la position des plis, elle peut être déterminée de deux façons principales :

a) Le carpelle jeune se ploie le long d'une nervure : nervure médiane chez les *Juglans*, les *Rosa*, les *Polygonum*, les *Prunus*... ; nervure secondaire chez les *Cornus*. Nous retrouvons ainsi, précisée, cette remarque depuis longtemps faite : les lignes de déhiscence suivent souvent les nervures du fruit.

b) Il se produit une sorte d'écrasement du fruit dû à une croissance plus rapide d'une de ses faces, processus comparable à celui qui dans les œufs animaux peu riches en vitellus aboutit à la formation de la gastrula : *Beta*, *Heliotropium*... Le plissement est alors parfois guidé par une courte fente suturale, qu'il ne fait que prolonger : akènes des Labiées et des Borraginées à style terminal.

Cette interprétation de la production d'une ligne d'ouverture

le long d'un pli s'applique facilement à certains fruits déhiscents, par exemple aux gousses des Légumineuses.

3° *La déhiscence spéciale des siliques des Crucifères et des Fumariées* s'explique par la formation d'un large cadre vasculaire spécial, empruntant les bords concrescents des carpelles. Ce cadre est formé de la bande placentaire double, à orientation normale, et des faisceaux funiculaires à orientation inverse, qui s'en détachent et viennent former une seconde bande doublant intérieurement la première. De chaque côté, les éléments de la paroi carpellaire, contigus à ce massif complexe, écrasés contre lui par la croissance rapide des deux valves, restent étroits, et se lignifient mal. D'où formation de deux lignes de déhiscence pour chaque moitié de la silique.

Le manque de formation du cadre placentaire amène toujours la disparition de la déhiscence siliquaire remplacée alors par la déhiscence suturale : *Crambe*, *Raphanus*, *Neslia*, *Fumaria*.

V. Passage de la déhiscence à l'indéhiscence. — *Les causes de la perte de déhiscence à la maturité* peuvent être indiquées dans quelques cas : raccourcissement du fruit par réduction du nombre des graines (cas fréquent : akènes des Renonculacées, Rosacées,...); absence du cadre placentaire chez les Crucifères; rupture en articles courts d'un fruit allongé (certaines Crucifères et Légumineuses). Dans ce dernier cas, la cause de la rupture des fruits ne doit pas être cherchée dans la formation de fausses cloisons transversales parenchymateuses : le nombre des assises cellulaires, aux étranglements, est le même qu'ailleurs. Il faut rapprocher ce fait du rétrécissement des gousses de Légumineuses (Haricot, Robinier), ou des siliques de Crucifères (Giroflée, Moutarde, bec de la silique des Choux), qui se produisent aux points où des graines ont avorté, et s'accompagnent de simplification de structure des parois et de perte partielle de la déhiscence active.

Les dispositions morphologiques et anatomiques indiquées ci-dessus sont depuis longtemps héréditairement acquises : elles se dessinent souvent très tôt, et font parfois l'objet d'une grande accélération pendant le développement du jeune fruit.

La première idée du sujet de ce Mémoire m'a été donnée par M. Gaston Bonnier, sous le titre : « La déhiscence des fruits indéhiscents. » J'espère avoir montré que cette appellation n'est paradoxale qu'en apparence, et qu'elle pourrait parfaitement s'appliquer à la présente étude.

Je prie le savant Professeur de Botanique de la Sorbonne de vouloir bien accepter l'expression de ma respectueuse gratitude pour le bienveillant accueil qu'il m'a toujours réservé, pour ses précieux conseils, et pour l'intérêt qu'il a bien voulu témoigner à l'élaboration de ce modeste travail.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOLOGIE. — Les grands traits de l'Histoire géologique du massif
Armoricain.

ZOOLOGIE. — Placentas et placentation chez les Vertébrés.

Vu et approuvé : Paris, le 24 janvier 1912.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

PAUL APPELL.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. LIARD.

